

Tartu Ülikool
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja maateaduste instituut
Ökofüsioloogia õppetool

Laura Seedre

**KESKKONNAFAKTORITE MÕJU VÕSUTEKKELISE
HÜBRIIDHAAVA VEEVAHETUSELE JA TOITAINETE
OMASTAMISELE FAHM KATSES**

Magistritöö

Juhendaja: vanemteadur Priit Kupper

Tartu 2015

SISSEJUHATUS.....	3
1. SUURENENUD ÕHUNIISKUSE MÕJU PUUDE KASVULE JA BIOMASSI ALLOKATSIOONILE.....	4
1.2 Suurenenud õhuniiskuse mõju toitainete omastamisele	6
1.3 Suurenenud õhu- ja mullaniiskuse mõju puude veevahetusele	9
1.4 Magistritöö eesmärgid	13
2. MATERJAL JA METOODIKA	14
2.1 FAHM katseala kirjeldus.....	14
2.2 Mõõdetavad keskkonnaparameetrid	15
2.3 Puude veevahetuse ja lehepinna mõõtmine	15
2.4 Biomassid ja keemiline analüüs	16
2.5 Statistiline analüüs	17
3. TULEMUSED.....	19
3.1 Hübriidhaava veevahetus ja seda mõjutavad keskkonnafaktorid	19
3.2 Võra veeauru juhtivuse sõltuvus keskkonnaparameetritest.....	23
3.3 Töötuse ning alustaimestiku mõju hübriidhaava karakteristikutele	26
4. ARUTELU	32
4.1 Suurenenud õhuniiskuse mõju keskkonnatingimustele ning hübriidhaava veevahetusele	32
4.2 Suurenenud õhuniiskuse mõju toitainete omastamisele	33
4.3 Töötuse ning alustaimestiku mõju hübriidhaava kasvule ning veevahetusele suurenenud õhuniiskuse tingimustes.....	35
KOKKUVÕTE.....	36
SUMMARY	37
TÄNUAVALDUS.....	38
KASUTATUD KIRJANDUS	40
LISAD	50

SISSEJUHATUS

Taimed on pidevalt eksponeeritud mitmesugustele keskkonnateguritele nagu õhu- ja mullaniiskus, mulla toitainesisaldus ja õhutemperatuur, mis avaldavad mõju taime veevahetusele ning kasvule. Keskkond ei ole siiski ajas muutumatu. Kliimamuutuste tulevikustsenaarium prognoosib Balti regioonis temperatuuri tõusu 2,3-4,5 kraadi ning sademete hulga suurenemist 5-30% võrra aastaks 2100 (Kont et al. 2003). Seeläbi võivad kliimamuutused mõjutada mitmeid ökosüsteemis toimuvaid protsesse. Muutused seavad taimed uudsesse stressiolukorda, millega tuleb kohaneda. Prognoositav sademete hulga kasv võib omakorda tingida õhuniiskuse suurenemist. Selle tagajärjel väheneb veeauru rõhu gradient taimelehe ja ümbritseva atmosfääri vahel, mis on transpiratsiooni käivitav jõud. Taime transpiratsiooni muutus sõltuvalt veeauru rõhu gradiendist sõltub konkreetse liigi õhulõhede juhtivusest ja seda kontrollivatest parameetritest nagu näiteks mulla veepotentsiaal (Xue et al., 2004, Bovard et al., 2005., Hölscher et al., 2005).

Järgnevalt annan lühikese ülevaate, milliseid muutusi võib kõrgenenud õhuniiskus taimedel põhjustada ning millised on taimede võimalikud toimetulekuviisid muutuvates kliimaoludes.

1. SUURENENUD ÕHUNIISKUSE MÕJU PUUDE KASVULE JA BIOMASSI ALLOKATSIOONILE

Varasemalt on transpiratsiooni peetud fotosünteesiga kaasnevaks vältimatuks kõrvalnähuks, kus seoses õhulõhede avamisega süsihappegaasi omastamiseks kaasneb veekadu. Taime seisukohalt on transpiratsioonil aga mitmeid kasulikke funktsioone nagu kaitse lehtede ülekuumenemise vastu läbi vee aurumise lehepinnalt, taimes tõusva voolu protsessi käivitamine ja alalhoidmine ning massivoolu teel toitainete toimetamine risosfääri (Cramer et al. 2009). Seega arvamusest, nagu oleks transpiratsioon vaid evolutsiooni puudujääk (Cowan, 1977), on saanud arusaam, et tegemist on protsessiga mis võimaldab säilitada hädavajalikku ühtset hüdraulilist süsteemi mulla ja taime vahel (Sperry et al. 2002). Taimed optimeerivad oma veekasutuse efektiivsust kohandades fotosünteesi protsessi transpiratsiooniga (Farquhar et al. 2002), tehes seda läbi õhulõhede range kontrolli ning muude mehhanismide kaudu nagu näiteks piirikihi takistuse muutmise ning C4 ja CAM fotosünteesi (Sperry et al. 2002.) Näiteks paranes veekasutuse efektiivsus papli (*Populus* sp.) perekonna liikidel põuatingimustes suurendatud süsihappegaasi kontsentratsioonil (Liu et al., 2006). Üldiselt seostatakse kõrget veekasutuse efektiivsust aga põllukultuuridega (Condon et al., 2004).

Üldise arvamuse kohaselt suurendab kõrgeõhuniiskuse õhulõhede avatust, mille läbi suureneb süsihappegaasi difusioon taimelehte ja nii suureneb potentsiaalselt ka fotosüntees (Fordham et al., 2001). Teisalt aga vähendab niiske õhk transpiratsiooni ja vee liikumist läbi taime (Burgess & Dawson, 2004), tuues lõpptulemusena kaasa lehestikus sisalduvate toitainete ja seeläbi fotosünteesi vähenemise (Sellin et al., 2013).

Taimede reaktsioone õhuniiskuse muutustele on varasemalt uuritud enamasti suletud või pealt avatud kambrites (Pataki et al. 1998, Leuschner. C., 2002, Lenzion et al., 2008, Ford et al., 1974). Euroopa pöõgi (*Fagus sylvatica* L.) noorte võsude kasvule ja arengule mõjus inhibeerivalt kõrgeõhuniiskuse VPD tase, seda nii kasvukambris kui ka avatud katses. Biomass vähenes vastavalt 68% ja 15%, seda vaatamata mulla niiskustaseme püsimisel optimumi lähedal (Lenzion & Leuschner, 2008). Seevastu Austraalia vihmametsa puudel, mille kasvukohas domineeris kõrge aurumine ja vahelduvad kuivaperioodid, ei ilmnenu madalama VPD korral muutusi biomassi allokatsioonis. Keskkonnast tingitud õhulõhede avatus ja sellele järgnev süsiniku assimilatsiooni suurenemine ja transpiratsiooni vähenemine ei toonud endaga kaasa märkimisväärsed ja kauakestvaid muutusi biomassi suurenemises

(Cunninghaum, 2006). Leidub ka uuringuid, kus on täheldatud kõrgeenenud õhuniiskuse positiivset mõju biomassile ja taimede lehepinna suurenemisele. Leuschner'i (2002) katses 8 rohttaime liigiga suurenesid madala VPD tingimustes kasvanud taimedel nii leherakud kui ka lehtede pindala.

Eestisse rajatud unikaalne metsaökosüsteemi õhuniisutuse katse (FAHM) võimaldab uurida suurendatud õhuniiskuse toimet lehtpuumetsa ökosüsteemis (Kupper et al., 2011). Tullus et al. (2012) uurisid FAHM katsealal suurendatud õhuniiskuse mõju hübriidhaava (*Populus tremula* x *P. tremuloides*) kasvule ning veevahetusele. Keskmiselt 7% õhuniiskuse suurenemine tingis puude kõrguskasvu, tüve diameetri ja ksüleemivoolu olulise vähenemise võrreldes kontrollringi puudega. Puude juurdekasvu langust seostati transpiratsiooni vähenemisega, mis võib põhjustada vähenenud vee massivoolu mullas ning sellest tingitud nitraatlämmastiku piiratud liikuvust juurestiku suunas. Niisutusringi hübriidhaavadel täheldati lehe kuivmassi vähenemist, mis võis tuleneda just lämmastikuisalduse langusest. Tulevikus prognoositava õhutemperatuuri ja süsihappegaasi kontsentratsiooni tõusuga kaasneva kiirekasvuliste liikide potentsiaalse kasvueelise võib kärpida just suhtelise õhuniiskuse tõus atmosfääris (Tullus et al., 2012). Ka Sellin et al. (2013) pakkusid välja, et suurendatud õhuniiskus ja sellega kaasnev transpiratsiooni langus võivad kaasa tuua vähenenud toitainete transpordi mullast taime. Toitainetesisalduse vähenemine arukase (*Betula pendula* Roth.) lehestikus vähendas fotosünteesilist võimekust ning pidurdas puude kasvu. Manipulatsioonil väljendusid ka muutused puu hüdraulilises juhtivuses ja arhitektuuris ning biomassi ümberpaigutusel võras. Niisutuse tulemusel suurendas arukask investeeringuid maltspuitu ning vähem lehestikku. Viimane tingib Huberi väärtuse suurenemise, mis võimaldab paremat lehtede veega varustatust. Suurem lehe veepotentsiaal võib soodustada õhulõhede avatust ja võimaldab seeläbi suuremat süsiniku assimilatsiooni (Sellin et al., 2013).

Vaatamata ühesugusele õhuniiskuse manipulatsioonile on puuliikide kasv olnud FAHM katses erinev. Hübriidhaaval (Tullus et al., 2012) vähenes niisutuse tagajärjel lehe pindala, aga suurenes lehtede arv, kuid samades tingimustes kasvatatud arukaskedel vähenes ka kogu lehestiku pindala (Sellin et al., 2013). Haabade kasvukiiruse vähenemine sai kinnitust ka hilisemas uurimuses (Tullus et al., 2014), kus analüüsiti hübriidhaava ja arukase tüvepuidu keemilist koostist. Niisutusringi puude kasv oli aeglasem, seda iseäranis hübriidhaaval. Uurides puude tüvepuitu, täheldati suurenenud õhuniiskuse mõjul küll mõningaid statistiliselt olulisi tselluloosi ja hemitselluloosi osakaalu osas tüves. Kui hübriidhaava tüvepuidus

täheldati tselluloosi suurenemist ning vastupidiselt hemitselluloosi vähenemist, siis arukaskede tüvedes vähenes tselluloosi kui ka kaaliumi kontsentratsioon. Ligniini sisalduses, puidu tiheduses ega kütteväärtuses õhuniiskuse suurendamine olulisi muutusi ei põhjustanud (Tullus et al., 2014). Hübriidhaava ja arukase erinevat reaktsiooni kõrgeenenud õhuniiskusele iseloomustab ka Rosenväld et al. (2014) uurimus, kus esmareaktsioonina kõrgeenenud niiskusele pidurdus mõlema puuliigi kasv, kuid viiendaks manipulatsiooni aastaks oli märgatav arukase parem aklimatiseerumine muutunud tingimustele. Arukask suurendas juurte ja lehtede biomassi ning morfoloogiat parandamaks toitainete omastamist mullast.

Metsaökosüsteemis avaldab suurt mõju toitainete omastamisele (Picon-Cochard et al., 2006), metsa uuenemisele ning kogu süsiniku ringele (Borja et al., 2008) alustaimestik. Rohhtaimed pakuvad puudele konkurentsi nii toitainete omastamise kui ruumikonkurentsi (Messier et al., 2009), sest neil on parem nitraatlämmastiku ning vee omastamisvõime kui puittaimedel (Picon-Cochard et al., 2006). Taimede biomassi suurendamine vastavalt kas maa all või maa peal sõltub suuresti limiteeriva ressursi asukohast (Brouwer, 1963; Poorter et al., 2012; Shipley & Meziane, 2002). FAHM katses leiti, et suurendatud õhuniiskusel kasvanud arukaskede biomassi allokatsioon sõltus alustaimestiku koosseisust, samas kui kontrollis kasvavatel puudel seda ei täheldatud (Rosenväld et al., 2014). Niisutuses oli keerulise alustaimestiku osas kasvavate kaskede maa-alune biomass kõrgem, mis võib tuleneda vähesemast juurkonkurentsis võrreldes lihtsa alustaimestiku sektoriga (Rosenväld et al., 2014).

1.2 Suurenenud õhuniiskuse mõju toitainete omastamisele

Transpiratsioonist tulenev massivool, mille käigus liiguvad mullalahuses paiknevad mineraalsed toitained taimejuurte vahetus lähedusse, vähendab risofääri ümber tekkivate toitainete ammendamise tsoonide ulatust (Barber, 1995). Iseäranis oluline on taimedele lämmastik (N), sest lämmastik kuulub väga paljude bioorgaaniliste ühendite (valgud, nukleiinhapped) koosseisu, seetõttu on lämmastik ka kõige sagedamini defitsiidis olevaks elemendiks. Teiseks peamiseks limiteerivaks mineraalelemendiks on fosfor (P), mis kuulub samuti paljude orgaaniliste ühendite (nukleiinhapped, sahhariidfosfaadid, fosfolipiidid, ATP) koostisesse (Taiz & Zeiger, 2010).

Lämmastikku omastatakse põhiliselt nitraatiooni kujul (NO_3^-) ning massivoolu teel, ühtlasi talitleb nitraat ka signaalmolekulina, kontrollides taimesisest veevoolu läbi akvaporiinide regulatsiooni. Nitraadi reduktaas juurtes redutseerib nitraadi, põhjustades õhulõhede sulgumist ja ühes sellega massivoolu vähenemist. Vastupidiselt nitraadile on ammooniumiooni (NH_4^+) ülesvõtt massivoolu kaudu vähem efektiivne, kuna ammooniumi katioonid seostuvad tugevamalt mullaosakestega (Cramer et al., 2009). Fosfor esineb mullas vaba anorgaanilise ortofosfaadina (Pi) ning on seotud saviosakestele, samuti esineb see lahustumatute sooladena (kaltsium-, alumiinium-, raudfosfaadina) happelistes muldades või keeruliste orgaaniliste molekulidena mulla orgaanilise aine koosseisus. P on tihti taimede kasvu limiteerivaks faktoriks, kuna Pi difusioon mullalahusesse on aeglane ning ülekanne massivooluga väga väike. Samuti saavad taimed omastada ortofosfaati ainult lahustunud kujul (Lynch & Brown, 2008).

Mitmed uurimused FAHM katsealal viitavad niisutuses kasvanud puudel muutustele N ja P omastamises. Sellin et al., 2013 katses vähenes kõrgeenenud õhuniiskuse tingimustes arukasel nii lehe lämmastiku kui fosfori sisaldus ja P:N suhe. Lämmastiku sisaldus lehes vähenes 11% ning fosfori sisaldus 35%, mis viitab pigem fosfori limiteerivale mõjule. Positiivsele korrelatsioonile toitainete omastamise ja ksülemivoo tiheduse vahel on viidanud mitmed varasemad eksperimendid (Scholz et al., 2007; Cramer et al., 2009; Kupper et al., 2012).

Toitainete vähenenud sisaldusele viitab ka Tullus et al. (2012) uurimus hübriidhaaval, kus kolme uuringuaasta tulemina oli niisutusringides madalam lehtede lämmastiku sisaldus kui kontrollringis. Madalaim oli ka lehestiku N:P ja N:K suhe, kuid võrreldes kontrollrigiga oli erinevus marginaalne. Mõningate teiste makroelementide sisaldus ei näidanud erinevust kontroll- ja niisutusringide vahel. Juurtes difusiooni teel liikuva ning vähem massivoolust sõltuva kaaliumi sisaldus oli suurem niisutusringides kasvavatel puudel (Tullus et al., 2012). Rosenvald et al. (2014) uurimuses ilmnas, et toitainesisaldus erineb mitte ainult töötluste vahel, vaid ka liigiti. Nii lehe lämmastiku kui kaaliumi sisaldus oli kõrgem niisutusringides kasvavatel kaskedel kui hübriidhaabadel. Lehe fosforisisalduse puhul liikidevahelist erinevust ei ilmnenu, küll aga oli haava peenjuurte fosfori sisaldus suurem kui arukasel.

Taimed reageerivad keskkonnatingimustele ja nende muutustele toitainete omastamises muutustega peenjuurte morfoloogias, biomassis ning juuri asustavate seente koosluses (Lõhmus et al., 2006a). Peenjuuri iseloomustatakse selliste morfoloogiliste

tunnuste järgi nagu juurte eripikkus (SRL), juurte eripind (SRA) ning juure kudede tihedus (RTD). Eeldades, et toitainete imamine mullast on propotsionaalne imava juure pikkuse või pinnaga ning et juurte kasvatamine ja töös hoidmise kulu on propotsionaalne nende massiga (Eissenstat & Yanai, 1997, Ostonen et al., 2007b), on SRA ja SRL parimad juurekarakteristikud iseloomustamiseks peenjuurte kohanemist muutuvate kliimatingimustega (Ostonen et al., 2007). Suur juurte eripikkus on omane kiirekasvulistele liikidele ning on oluline fosfori efektiivseks ülesvõtuks (Silberbush & Barber, 1983). Stressiolukorras on puudele omane rakendada intensiivset adaptatsiooni (Rosenväld et al., 2011ab) ehk suurendada imava pinna suurust massiühiku kohta koos ekstensiivse adaptatsiooniga, mis seisneb juurestiku biomassi suurendamises (Lõhmus et al., 2006b). Parts et al. (2013) katsetulemustes täheldatigi arukase imijuurte SRA ja SRL suurenemist vastusena kõrgenenud õhuniiskusele. Selle eesmärgiks oli tõenäoliselt suurendada toitaineid imavat pinda. Iseäranis märgatav oli eelkirjeldatud imijuurte morfoloogia muutus lihtsa alustaimestiku sektoris. FAHM katse keerulise alustaimestiku sektoris näib vajadus juurte SRA ja SRL suurendamiseks väiksem, kuna juurkonkurents polnud tõenäoliselt nii tugev kui lihtsa alustaimestiku sektoris, kus dominantliik harilik orashein (*Elymus repens* L.) avaldas lisastressi toitainete hankimisel mullast (Parts et al., 2013). Juurkonkurentsi mõju lihtsa alustaimestiku sektoris demonstreerisid ka Rosenväld et al. (2014) - metsa alustaimestiku sektoris kasvades oli arukase maapealne biomass suurem; hübriidhaava puhul ei avaldanud alustaimestik mõju biomassile. Nimetatud uuringus tuvastati niisutustöötlustes juurte biomassi suurendamine ning nii juure kui lehe eripinna suurenemine. Juurte eripinna ja eripikkuse suurenemist FAHM katse kõrgenenud õhuniiskuse tingimustes võis näha ka Miilvee (2014) uurimustöös, kus niisutusringides kasvanud hübriidhaabadel oli SRL niisutuses $209 \pm 7 \text{ m kg}^{-1}$ ja kontrollis $179 \pm 7 \text{ m kg}^{-1}$ ning SRL vastavalt 125 ± 5 ja $113 \pm 4 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$.

1.3 Suurenenud õhu- ja mullaniiskuse mõju puude veevahetusele

Sademetes hulga ja atmosfääri niiskussisalduse kasvades suureneb oletatavalt ka mulla niiskusesisaldus, teisalt on aga oodata kliimaekstreemumite (põud, kuumalained) sagenemist (Easterling et al., 2000). Nimetatud muutustega toimetulekuks on taimedel vajalik kohaneda läbi muutuste veekasutuses ning iseäranis õhulõhede regulatsioonis (McDowell et al., 2008). Teadaolevalt väheneb õhulõhede veeauru juhtivus põua tingimustes ning veeauru rõhu erinevuse suurenemisel taimelehe ja atmosfääri vahel. Suurenenud õhuniiskuse võib mõjutada nii õhulõhede morfoloogiat kui nende tundlikkusreaktsiooni. Kõrgenenud õhuniiskuse tingimustes kasvanud taimede õhulõhed võivad olla suuremad, nagu on näidatud katses roosidega (Torre et al., 2003), mistõttu väiksem VPD võib tähendada mõningatel liikidel õhulõhede juhtivuse ja seeläbi transpiratsiooni tõusu (Fordham et al., 2001). Samas ei tuvastatud õhulõhede morfoloogilist muutust kõrgenenud õhuniiskuse tingimustes hübriidhaaval FAHM katses (Niglas et al., 2014). Peale õhulõhede morfoloogia võib suurenenud õhuniiskuse korral muutuda ka õhulõhede tundlikkus mullavee defitsiidile, kuna kõrgenenud õhuniiskuses kasvanud taimed on vähem tundlikud lehe veepotentsiaali muutustele kui madalamal õhuniiskusel kasvavad taimed (Nejad & Van Meeteren, 2005, Rezaei Nejad et al., 2006). Õhulõhede juhtivuse tundlikkus erinevatele ökoloogilistele faktoritele on ühtlasi ka markerfunktsiooniks, sest erinevatesse ökoloogilistesse niššidesse kuuluvad liigid erinevad suure tõenäosusega ka õhulõhede regulatsiooni variatsioonidelt (Aasamaa & Sõber, 2010). Õhulõhede regulatsiooni käitumuslik erinevus võib tuleneda ka erinevatest moodustest veestressiga toimetulekuks ja ka kasvukoha mõjust. Seda näitab Austraalias läbi viidud katse, kus viidati ilmastikutingimuste võimalikule mõjule seoses puittaimede tundlikkusega VPD'le (Cunningham, 2004). Troopilise vihmametsa liigid, mille kasvukeskkonnas esinevad lühiajalised veedefitsiidi perioodid, näitavad üles suuremat õhulõhede tundlikkust VPD'le kui parasvöötme vihmametsa puuliigid millede veekadu on suurim talveperioodil. Märjade kasvukohtade troopiliste metsade puudel asuvad juured tihti pinnakihis (Doley, 1981), kuna mulla pindmine kiht säilitab enamuse aastast oma niiskuse ja ka toitained on mullast kergesti kättesaadavad tänu troopikas toimuvale kiirele lagundusprotsessile (Attiwill & Leeper, 1987). Parasvöötme metsades, kus suurim aurumine toimub aasta kõige kõrgema temperatuuriga kuudel, on veestressi vältimiseks tarvis juurestiku aklimatsiooni, osmootset regulatsiooni ja suurenenud vastupanu ksüleemi kavitatsioonile (Brodribb & Hill, 1999; Read & Farquhar, 1991). Kõrgenenud õhuniiskuse tingimustes

uuritud õhulõhede tundlikkus on näidanud vastakaid reaktsioone. Li & Li (2014) näitasid avatud katses õhulõhede tundlikkuse suurenemist vastuseks kõrgenenud õhuniiskusele; laboritingimustes on aga õhulõhed käitunud mitmel juhul vastupidiselt (Fanouraki et al., 2013; Rezaei Nejad & Van Meeteren, 2005; Torre et al., 2013; Aliniaiefard et al., 2014). Sellin et al. (2014) näitasid mõõduka veedefitsiidi puhul ($\Psi_L \geq -1.55$ MPa) transpiratsiooni, lehe hüdraulilise juhtivuse ja lehe juhtivuse suurenemist veeaurule kõrgenenud õhuniiskusel kontrolliga võrreldes. Seevastu ulatuslikuma mullavee defitsiidi puhul ($\Psi_L < -1.55$ MPa) ei täheldatud töötluste vahel veevahetuslikult statistiliselt olulisi erinevusi (Sellin et al., 2014).

Puittaimede puhul tuleb arvesse võtta nende mõõtmetest tulenevaid hüdraulilisi piiranguid, mistõttu ei saa lehtede veevarustust seletada pelgalt mullavee kättesaadavuse või atmosfääri nõudlusega (Sellin et al., 2013). Puude juhtkudedes mullast juurtesse ja edasi lehtedesse liikuv katkematu veevoog on taime seisukohalt kriitilise tähtsusega (Nardini et al., 2013, Domec et al., 2010, Guyot et al., 2012) ning hüdraulilise juhtivuse vähenemisest tulenev lehe veepotentsiaali langus ja veedefitsiit mõjutab õhulõhede juhtivust ning seeläbi taime fotosünteesilist võimekust (Sellin et al., 2014). Puude hüdraulilised piirangud vee- ja gaasivahetusele on seotud nii juhtelementide mõõtmatega kui ka vee transpordi teekonna pikkusega. Puittaimede veevahetust iseloomustab ksüleemivoo tiheduse varieerumine võra erinevates piirkondades, iseäranis sõltuvus päikesekiirguse intensiivsusest. Sellin & Lubenets (2010) näitasid, et ksüleemivoo tihedus erines võra ülaosa ja alumiste okste vahel 1.8 korda. Õhulõhede juhtivus veeaurule on reeglina suurem võra ülaosas, kuna ülemised oksad on enam eksponeeritud päikesekiirgusele ning tuulele kui allosas asuvad oksad. Antud seaduspära kohtab nii okaspuude kui laialehiste puude korral (Ewers & Oren, 2000., Martin et al., 2001, Kupper & Sellin, 2009; Steppe et al., 2002, Ewers et al., 2007). Hüdraulilise juhtivuse suurenemine võra ülaosas võib tuleneda valgusokste intensiivsemast kasvust ning trahheiidide suurematest mõõtmetest võrreldes varjus kasvavate okstega. Aasamaa et al. (2004) tuvastasid, et harilikul haaval ja harilikul pärnal suureneb võrse hüdrauliline juhtivus oksa kõrguse kasvades maapinnast. Aerts et al. (2007) viitasid, et hariliku pöõgi (*Fagus sylvatica* L.) ksüleemivoo tiheduse intensiivsuste muutustel on päikesekiirgusest tulenev füsioloogiline põhjus, mis tõstab lehetemperatuuri ja seeläbi mõjutab veeauru rõhkude erinevust lehe ja atmosfääri vahel. VPD ja õhutemperatuur mõjutasid ksüleemivoo tiheduse intensiivsust tähtsuselt järgmistena peale fotosünteesiliselt aktiivset kiirgust (Aerts et al. 2007).

Taimede reaktsioon veepuudusele väljendub õhulõhede sulgumises ja veekasutuse efektiivsuse suurenemises. Klassikaline seletus õhulõhede sulgemise mehhanismist põhineb abtsiishappe sünteesimisel juurtes mullavee limiteerivuse korral ning selle transporti lehtedesse (Asmann & Shimazaki, 1999). Lehtedes sulgeb suurenenud abtsiishappe kontsentratsioon õhulõhed ning viib suurema veekasutuse efektiivsuseni (Liu et al. 2005). Õhulõhede sulgumise mehhanismi on kirjeldatud ka läbi signaalrakkude reageeringu lehe veepotentsiaali muutustele (Assmann et al., 2000).

Põuatingimuste üleelamiseks esineb taimedel erinevaid adaptatsioone. Alalhoidlikuma strateegiaga taimed vähendavad järsult veekasutust, kui hakkab kujunema veedefitsiit. Õhulõhede juhtivus väheneb märkimisväärselt, säilitamaks kudede veepotentsiaali liigiomase läviväärtuse võrsetes. Radikaalsema veekasutusega taimed jätkavad intensiivset veekasutust ka süveneva põua tingimustes, säilitades õhulõhede suure juhtivuse kuni veevarud mullas on ammendunud (Ludlow, 1989). Teades taimede reaktsiooni põuatingimustele ja omades ettekujutust eri veekasutuse strateegiatest, on meil võimalik prognoosida keskkonnateguritest tingitud muutusi tuleviku ökosüsteemides. Evolutsiooni vältel on paljud liigid arendanud arvukalt mehhanisme paremaks põuataluvuseks nagu hästi arenenud juurestik, veekasutuse efektiivsuse (WUE) suurenemine, muutused taime struktuuris ja kasvukiiruse kohandused (Nativ et al., 1999). Huvitav on aga nentida, et isegi sümpatriliselt sarnased liigid võivad oluliselt erineda oma reageeringult põuale. Seda näitas Chunying jt. (2005) katse kahe popli liigiga (*Populus cathayana* ja *P. przewalskii*), kus sama perekonna liikidel leiti erinevused nii võsude kasvus, kogu biomassis, lehtede arvus, lehepinna suuruses, veekasutuse efektiivsuses ning juurestiku ulatuses ja massis. *P. przewalskii* talus põuda paremini, omades hästi arenenud juurestikku ja suurt biomassi nii veedefitsiidis kui küllaldase mullavee olemasolul. Hästi arenenud plastilisus biomassi ümberpaigutamisel (lehepinna vähendamine ning juurte osakaalu suurendamine) muudab ühe liigi teisest antud tingimustes edukamaks ja ühtlasi iseloomustab geneetilist varieeruvust, mis avaldub iseäranis seemikute varajases eas (Chunying et al., 2005).

Mõistmaks puude veekasutust ja reaktsiooni mulla veesisaldusele kasutatakse sageli ksüleemivoolu intensiivsust mõõtvaid andureid (Granier et al., 1996). Maapinna lähedal paikneva juurestikuga puudel ilmneb VPD kasvu korral kiire ksüleemivoolu vähenemine, seevastu sügavamal asetseva juurestikuga liikidel tingib mulla kuivamine järk-järgulisema veekasutuse vähenemise (Pataki et al., 2000). Bovard et al. (2005) katse nelja puuliigiga (*Quercus rubra* L; *Acer rubrum* L.; *Populus grandidentata* Michx., *Betula papyrifera* Marsh.)

näitas, et kõik liigid peale *Q. rubra* reageerisid VPD tõusule põua jooksul ksüleemivoolu vähenemisega. Kui aga mullas oli piisavalt niiskust, siis taimede veevool VPD tõusuga enamasti ei muutunud. Punane tamm (*Q. rubra*) näitas võrreldes teiste liikidega üles väiksemat veetarbimist nii niisketes tingimustes kui põua vältel. Ka maksimaalne ksüleemivoolu hulk oli tammel madalam kui võrdlusliigil vahtral (*Acer rubrum*), mis näitas üles suurimat õhulõhede tundlikkust vastusena mullavee vähenemisele, mis võis omakorda olla tingitud vahtra maapinnalähedasest juurestikust (Bovard et al. 2005). Ka Hölscher et al. (2005) uurimusest ilmnes et ksüleemivoo tihedus võib olla küllalt liigispetsiifiline. Nende katses muutus ksüleemivool kõige vähem rõngassoonelisel harilikul saarel (*Fraxinus excelsior* L.). Seevastu hajussoonelistel liikidel nagu *Acer pseudoplatanus* L., *Tilia cordata* Scop., *Carpinus betulus* L. ja *Fagus sylvatica* L. avaldus ksüleemivee hulga vähenemine vastuseks mullavee vähenemisele vastavalt 37, 44, 31 ja 39 %.

FAHM katses on uuritud veedefitsiidi mõju kõrgenenud õhuniiskuse tingimustes, matkimaks võimalikke fluktureerivaid kliimaolusid. Sellin et al. (2014) uuring näitas, et esmalt reageerivad arukased (olenemata töötlustest) järsule mulla veedefitsiidile lehe veepotentsiaali langusega tuginedes ilmselt hüdraulilistele signaalidele. Selline veevahetuslik erinevus puude käitumises võib mitte tulla kasuks kõrgenenud õhuniiskusega kohanenud puudel põua või kuumalainete korral, kus veekaotusest tulenevast ksüleemi kavitatsioonist päästaks õhulõhede sulgemine (Sparks et al., 1999). Taime hüdrauliline juhtivus ei vähenda õhulõhede juhtivust üleüldiselt niiskemates kliimaoludes, kuid võib järskude kliimaekstreemumite puhul osutada fataalseks (Easterling et al., 2000).

Mulla niiskussisalduse muutumisel on mõju ka seda asustavatele teistele organismidele. Parts et al. (2013) näitasid ektomükoriisete seente koosluse muutusi elukeskkonna niiskuse muutusel FAHM eksperimendis. Ektomükoriissed seened avaldavad mõju imijuurte morfoloogilistele tunnustele (Ostonen et al., 2009; Rosenvald et al., 2013) mõjutades toitainete omastamist nii otseselt kui ka kaudselt, kuna seente taksonid erinevad nii toitainete ülesvõtult kui paigutuselt (Tederloo et al., 2012). Parts et al. (2013) ei täheldatud küll otsest mõju arukase mineraaltoitumisele, kuid märgiti mullakoosluse seente liigilise koosseisu muutust hüdrofiilsemate morfotüüpide suunas vastuseks mulla veesisalduse tõusule ning pH muutustele, mistõttu keerukad suhted puu ja tema sümbiontide vahel vajavad tuleviku muutuvates kliimaoludes kindlasti täiendavat tähelepanu (Parts et al., 2013).

1.4 Magistritöö eesmärgid

Töö eesmärgiks on uurida suurenenud õhuniiskuse mõju kännuvõsu tekkeliste hübriidhaabade veevahetusele ning toitainete omastamisele mullast. Suurenenud õhuniiskuse võib eeldatavalt puude transpiratsiooni vähendada, kuid sellest tingitud aurumise vähenemine võib viia mulla veevarude aeglasemale ammendumisele; st. taime veevarustuse paranemisele. Kuna transpiratsioonivoo vähenemine ja mulla veesisalduse suurenemine mõjutavad taimede kasvu ja toitainete omastamist vastandlikul moel siis vajaks need mõjud täiendavat uurimist. Antud töös on tegemist FAHM eksperimendi II uurimisperioodi algul kogutud andmestikuga, mille käigus uuritakse vegetatiivselt paljunenud hübriidhaabade talitlust niiskemates ilmastikuoludes. Kuna teise uurimisperioodi puud omavad ulatuslikku varasema perioodi jooksul välja kujunenud juurestikku, siis on huvipakkuv analüüsida kas võsutekkeliste hübriidhaabade mineraaltoitumine ja kasv reageerivad samalaadselt õhuniiskuse suurenemisele kui on näidanud varasemad uuringud FAHM eksperimendialalt. Kuna hübriidhaab on külmakindel, lühikese raieringi ning vegetatiivselt suhteliselt hästi paljunev hübriid, siis võib eeldada, et vajadus antud puuliigi puidumassi järele on aktuaalne ka tulevikus.

Töö käigus püüan leida vastuseid järgnevatele küsimustele:

- Kuidas mõjutab suurenenud õhuniiskuse ja teised keskkonnategurid hübriidhaava ksüleemivoolu ja võra veeauru juhtivust?
- Kuidas mõjutab suurenenud õhuniiskuse toitainete omastamist?
- Milline on alustaimestiku mõju hübriidhaava veevahetusele, kasvule ja toitainete omastamisele?

2. MATERJAL JA METOODIKA

2.1 FAHM katseala kirjeldus

Metsaökosüsteemi õhuniiskuse manipulatsiooni eksperimendi katseala (FAHM) asub Rõka külas, Tartumaal, Järvselja Õppe- ja Katsemetskonna maadel, geograafiliste koordinaatidega 58°24'N ja 27°29'E. Aasta keskmine sademete hulk piirkonnas on 610 mm, olles suurim vegetatsiooniperioodil (337mm), mis kestab hinnanguliselt maist septembri lõpuni. Keskmine õhutemperatuur juulis on 16,7°C ja veebruaris -4,7°C (Jaagus, 1999). FAHM katseala mullatüüp on Endogenic Planosol (Hansen et al., 2013), mille huumushorisont on 27 cm tüsedune (Kupper et al., 2011).

Algselt söötis põllumaa võeti kasutusele aastal 2006, kui rajati 2,7 ha suurune hübriidhaava istandus ning selle sisse 9 katseala (katseringi). Igasse 14m × 14m katsealasse isutatati 98 hübriidhaava (*Populus tremula* L. × *P. tremuloides* Michx.) ning 98 arukase (*Betula pendula* Roth.) üheaastast taime. Puude vahekauguseks katseringide sees on 1m. Uurimaks alustaimestiku ja liigilise mitmekesisuse mõju ökosüsteemile on katseringides rajatud kaks eri tüüpi alustaimestikku (lihtne ja mitmekesine). Lihtne alustaimestik koosneb peamiselt timutist (*Phleum pratense* L.) ja teistest kõrrelistest, olles küllalt liigivaene. Mitmekesine alustaimestik on liigirikkam, sisaldades eeskätt niidu- ja metsataimi. Metsataimed istutati katseringidesse mätastena 2006 aasta kevadel (Kupper et al., 2011).

Õhuniiskuse manipulatsiooniga alustati 2008 aasta maikuus. Õhuniiskuse kunstlik suurendamine ümbritseva välisõhu suhtes toimub neljas katseringis (H1, H2, H3, H4). Neli katseala (C1, C2, C3, C4) moodustavad kontrollalad, kus õhuniiskusega ei manipuleerita. Üks katsering (D1) rajati õhuniiskuse vähendamise eesmärgil. Aastatel 2009-2011 olid katseringid H3, C3 ja D1 ümbritsetud kileseintega ja moodustasid omaette eksperimentaalse üksuse. Suhtelise õhuniiskuse suurendamiseks katseringide sees kasutatakse ventilaatori, õhujaotustorustiku, kõrgsurvepumba ja veedüüside süsteemi. Vesi pihustatakse läbi peente düüside udulaadseteks sademeteks ning kantakse loodusliku tuule ja ventilaatori tõstava õhuvoolu abil läbi kogu katseringi. Veeosakeste pihustamine katseringide sisse (ja seeläbi õhuniiskuse suurendamine) toimub selleks loodud arvutiprogrammi vahendusel. Viimane juhib vee- ja õhujaotusklappide tööd sõltuvalt tuule suunast, kiirusest ning välisõhu niiskuse sisaldusest. Detailsem kirjeldus FAHM katse ülesehituse kohta on toodud artiklites Kupper et al., 2011 ja Tullus et al., 2012.

FAHM katse esimene uurimisperiood vältas aastatel 2008-2012, mille käigus uuriti suurenenud õhuniiskuse mõju noorte lehtpuude talitlusele ja kasvule. Alates aastast 2013 on tegemist teise uurimisperioodiga, mille fookuses on klonaalset päritolu arukaskede ja vegetatiivselt paljunenud hübriidhaabade uuringud. Käesolevas töös teostati mõõtmisi kontrollalal (C2) ja niisutusringis (H2) kasvavatel hübriidhaabadel keerulise ning lihtsa alustaimestiku sektoris. Keskmise mulla fosfori ja üldlämmastiku sisaldus oli 2009 aastal (TÜ rakendusökoloogia tööruühma andmed) vastavalt 26,5 mg/kg ja 0,11% kontrolliringis (C2) ning 21,0 mg/kg ja 0,13% niisutusringis (H2).

2.2 Mõõdetavad keskkonnaparameetrid

Katseala automaatne ilmajaam (Campbell Scientific, Logan, UK) salvestas järgmiste keskkonnaparameetrite keskmised väärtused iga 10 minuti järel: tuule kiirus ja suund, fotosünteesiliselt aktiivne kiirgusvoog (PAR), õhutemperatuur, õhu suhteline niiskus ja sademed. Katseringide sees mõõdeti õhutemperatuuri ja suhtelist õhuniiskust HMP45A sensoritega (Vaisala, Helsingi, Soome). Mulla veepotentsiaali mõõdeti kummagi katseringi mõlemas (keerulise ja lihtsa alustaimestiku) sektoris kahe equitensiomeetriga EQ2 (Delta-T Devices, Burwell, Suurbritannia) 15 cm ja 30 cm sügavusel. Kõigile uuritavatele puudele paigaldati andurid lehetemperatuuri mõõtmiseks (igal puul üks sensor MT2; Delta-T Devices). Andur paigaldati võra ülaosas asetseva lehelaba alumisele küljele. Kõik andmed registreeriti 1-minutilise intervalliga ning salvestati 10 minuti keskmistena DL2e andmesalvestitesse (Delta-T Devices).

2.3 Puude veevahetuse ja lehepinna mõõtmine

Suurendatud õhuniiskuse mõju puittaimede veevahetusele mõõdeti ksüleemivoolu anduritega. Selleks paigaldati katsepuudele (N=20) Baby Kucera ksüleemivoolu sensorid (EMS, Brno, Tšehhi), mis on mõeldud kasutamiseks 12-18 mm läbimõõduga tüvedel ja okstel. Nimetatud sensorid töötavad soojusbilansi meetodil ning kuuluvad ksüleemivoolu süsteemi T4.2 (EMS Brno, Tšehhi) koosseisu. Ksüleemivoo tiheduse mõõtmine toimus ajavahemikul 12-27 august 2013. Ksüleemivoolu andmed registreeriti 1-minutilise intervalliga ning salvestati 10 minuti keskmistena. Ksüleemivoo nullnivoo leidmiseks kasutati niiskete ööde väärtusi, mil õhuniiskus oli suurem kui 95%. Nullnivoo väärtused leiti iga puu jaoks eraldi.

Väljendamiseks ksüleemivoo tihedust (F , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ehk ksüleemivoolu lehe pinnaühiku kohta määrati kogu puu lehepind. Selleks mõõdeti kõigi lehtede pindala optilise pindalamõõdjtiga LI-3100C (LI-COR Biosciences, Lincoln, NE).

Veeaururõhkude erinevus (VPD_L , kPa) lehe ja atmosfääri vahel leiti kui erinevus lehe temperatuuril oleva küllastunud veeaururõhu ja atmosfääris oleva veeaururõhu vahel. Selleks kasutati suhtelise õhuniiskuse (lisa 1), õhutemperatuuri (lisa 2) ja lehetemperatuuri (lisa 3) andmeid.

Võra juhtivus veeaurule (g_c , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) leiti valemist:

$$g_c = \frac{F \times P}{\text{VPD}_L}$$

kus F on transpiratsiooni hinnang ksüleemivoo tiheduse alusel ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); P on õhurõhk (kPa) ning VPD_L (kPa) on vee aururõhu erinevus lehe ja ümbritseva atmosfääri vahel.

Analüüsis kasutati tunnikeskmi andmeid (01.00-24.00 h) järgmistel kuupäevadel: 14.08, 16.08-19.08 ning 21.08-25.08. Selline uuritava perioodi valik oli tingitud õhulõhede juhtivuse arvutamisel kasutatud VPD_L künnise tõttu (juhtivus arvutati kui VPD_L oli suurem kui 0.2 kPa). Seetõttu jäid vihmaste päevade andmed analüüsist välja. Samal põhjusel ei olnud võimalik leida hilisõhtusi, öiseid ja varahommikusi võra veeauru juhtivuse väärtusi.

Uurimaks kõrgeenenud õhuniiskuse mõju keskkonnafaktoritele, jälgiti uuritavate tunnuste erisusi kogu ööpäeva vältel ning niisutamise ajal. Õhku niisutati igapäevaselt, v.a pühapäevadel ja juhtudel, kui suhteline õhuniiskus oli üle 75%, õhutemperatuur alla 10°C või tuulekiirus suurem kui 4 m s^{-1} . Lõplikust ksüleemivoo andmestiku analüüsist jäid välja puud (1 puu nii kontrollis kui niisutuses), mille ksüleemivoolu signaal oli tehnilistel põhjustel puudulik ja analüüsiks sobimatu.

2.4 Biomassid ja keemiline analüüs

Kogu puu ($N=20$) maapealse biomassi saamiseks eemaldati peale ksüleemivoolu katseandmete kogumist lisaks lehtedele ka tüvi ja oksad. Biomassid kuivatati kuivatuskapis 70°C juures 48 tunni vältel ja kaaluti. Lehtede toitainetesisalduse määramiseks analüüsiti lehtede lämmastiku (N) ja fosfori (P) kontsentratsioone, mis määrati standard Kjeldahl'i protseduuri kaudu, kasutades selleks Kjeltex Auto 1030 analüsaatorit (FOSS Trecator AB, Höganäs, Rootsi). Analüüsid tehti Eesti Maaülikooli biokeemia laboris. Proovid keemilise

analüüsi jaoks võeti eelnevalt kuivatatud lehtede biomassist, leidmaks lehe lämmastiku ning fosfori sisaldust (%). Kogu lehestiku lämmastiku hulk grammides (g) arvutati kogu lehestiku kuivmassi ja lehtede protsentuaalse lämmastiku sisalduse kaudu. Samamoodi talitati kogu lehestiku fosfori hulga leidmiseks.

2.5 Statistiline analüüs

Algandmete sisestamiseks kasutati programmi Excel 2007 (Microsoft Corp., Washington, WA) ja statistiliste testide jaoks programmi Statistica 7.0 (StatSoft Inc., Tulsa, OK).

Statistilisel analüüsil kasutati mulla veepotentsiaali (SWP, kPa) kahe erineval sügavusel paikneva sensori salvestatud väärtuse aritmeetilist keskmist. Korduvmõõtmiste analüüsil (Repeated Measures ANOVA) uuriti erinevusi niisutustöötamise ja kontrollringi vahel, võrreldes ksüleemivoo tihedust, võrajuhtivust ning mulla veepotentsiaali. Regressioonianalüüsil selgitati, millised keskkonnaparameetrid kirjeldavad kõige enam võra veeauru juhtivust. Regressioonide jääkide vastavust normaaljaotusele kontrolliti Kolmogorov-Smirnov'i testiga. Kirjeldamiseks täpsemalt võrajuhtivuse seost eri keskkonnafaktoritega (PAR, VPD, SWP, tuule kiirus), kirjeldati faktorite mõju võrajuhtivusele mitmese regressioonianalüüsi abil kasutades selleks *forward stepwise* protseduuri.

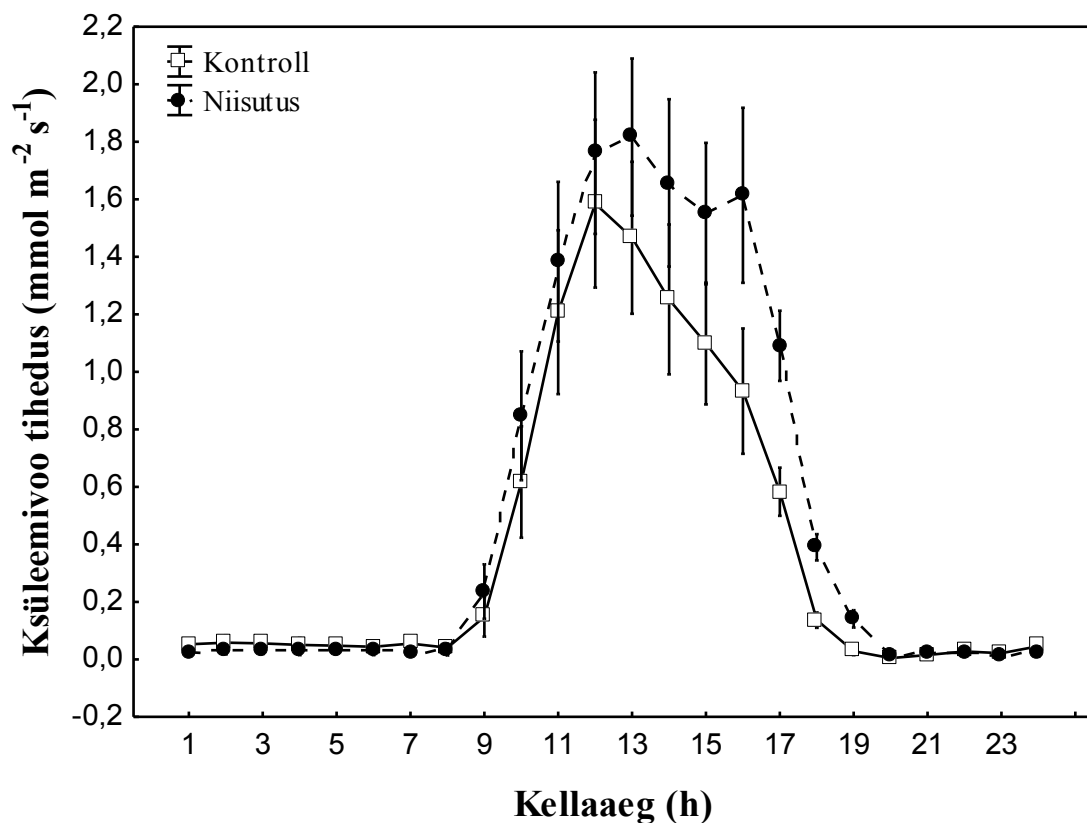
Vaatlemaks alustaimestiku ja töötamise olulisust biomassi jaotuse, veevahetuse ja toitainete omastamise seisukohalt analüüsiti kahefaktorilise ANOVA keskvaartusi järgnevate tunnuste osas: lehe kuivmass, kogu lehepind, tüve kuivmass, kogu maapealne biomass, keskmine ksüleemivoo tihedus, lehe fosfori ja lämmastiku sisaldus ning lehtede arv. Funktsioontunnuse vastavust normaaljaotusele ning dispersioonide homogeensuse eeldust kontrolliti vastavalt Kolmogorov-Smirnov'i ja Levene testide abil. Mõningail juhtudel andmed teisendati naturaallogaritmimise kaudu. Alustaimestiku ja töötlustevaheliste mõjude detailseks analüüsimiseks kasutati post-hoc protseduuri ning Tukey HSD testi. Võrdlemaks erinevusi puud läbivas veehulgas ning selle võimalikku seost toitainete omastamisega arvutati ksüleemivoo tiheduse andmestiku põhjal uuritava ajavahemiku (12.08-18.08) tarbeks iga päev puud läbiv keskmine veehulk (kg).

Autori poolt leidis aset ksüleemivoolu ja lehetemperatuuri andurite paigaldus kahekümnele puule, lehepinna dünaamika ning biomasside mõõtmine. Järgnes algsete keskkonnaparameetrite ja ksüleemivoolu andmefailide korrastamine ja arvutuslike parameetrite leidmine ning edasised statistilised analüüsid koostöös juhendajaga.

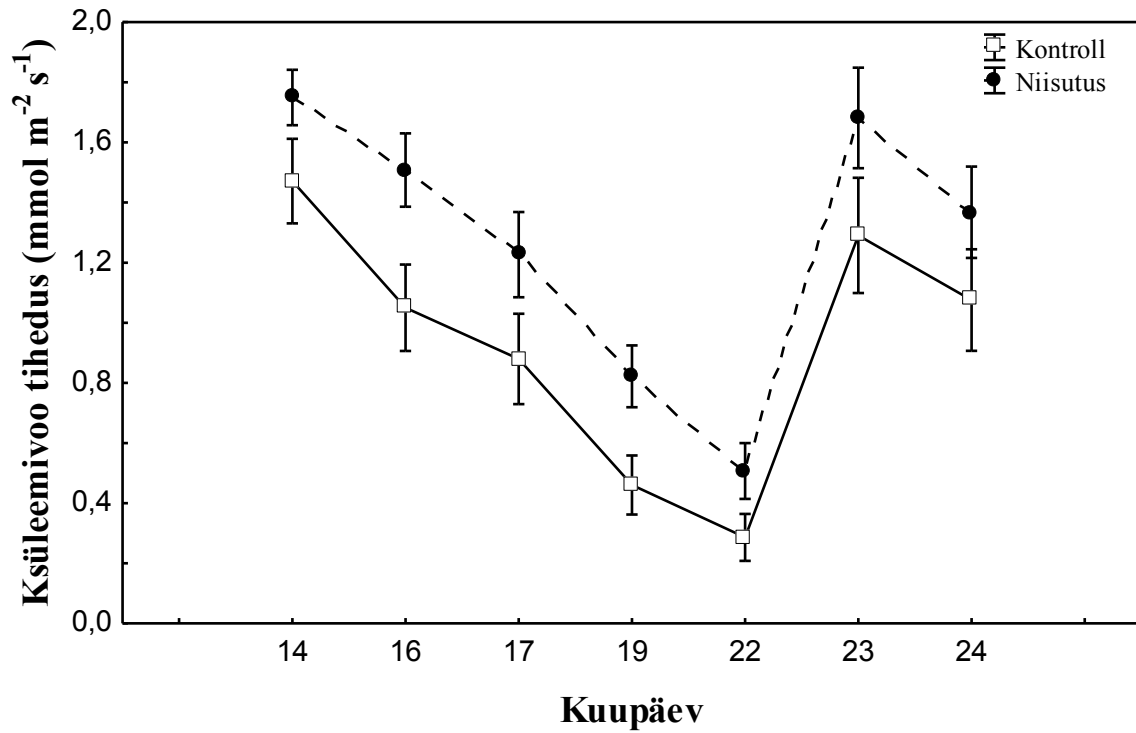
3. TULEMUSED

3.1 Hübriidhaava veevahetus ja seda mõjutavad keskkonnafaktorid

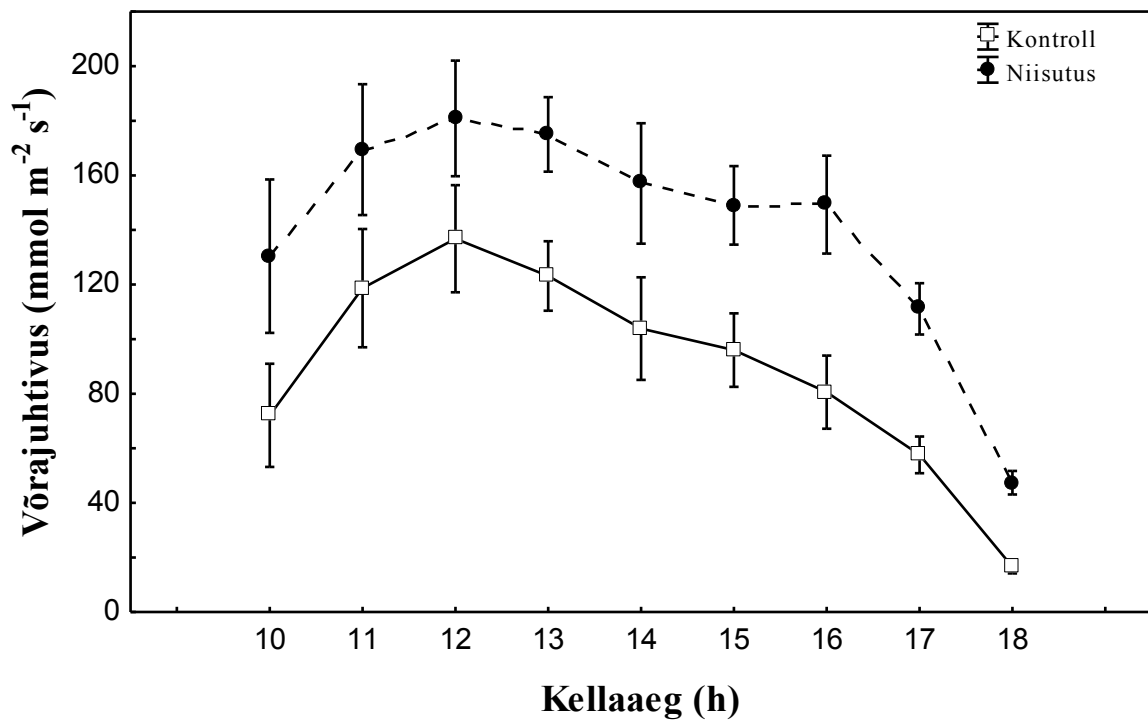
Hübriidhaava ksüleemivoo tiheduse ööpäevase käigu töötluste vaheline võrdlus (joonis 1) viitab suuremale puude veevoole niisutuses. Siiski, korduvmõõtmiste analüüsil ei tuvastatud olulist erinevust ($p=0,79$) niisutuses ja kontrollalal kasvavate puude ksüleemivoo tiheduses niisutamise ajal (joonis 2). Seevastu võra veeauru juhtivus niisutamise ajal oli oluliselt ($p=0,02$) suurem niisutusringi puudel (joonised 3, 4). Keskmise võra juhtivus niisutamise ajal oli $89,3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ja $144,4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ vastavalt kontrollis ja niisutuses. Võra veeauru juhtivuse erinevus töötluste vahel niisutusvabadel päevadel ei tulnud statistiliselt oluline ($p=0,058$)



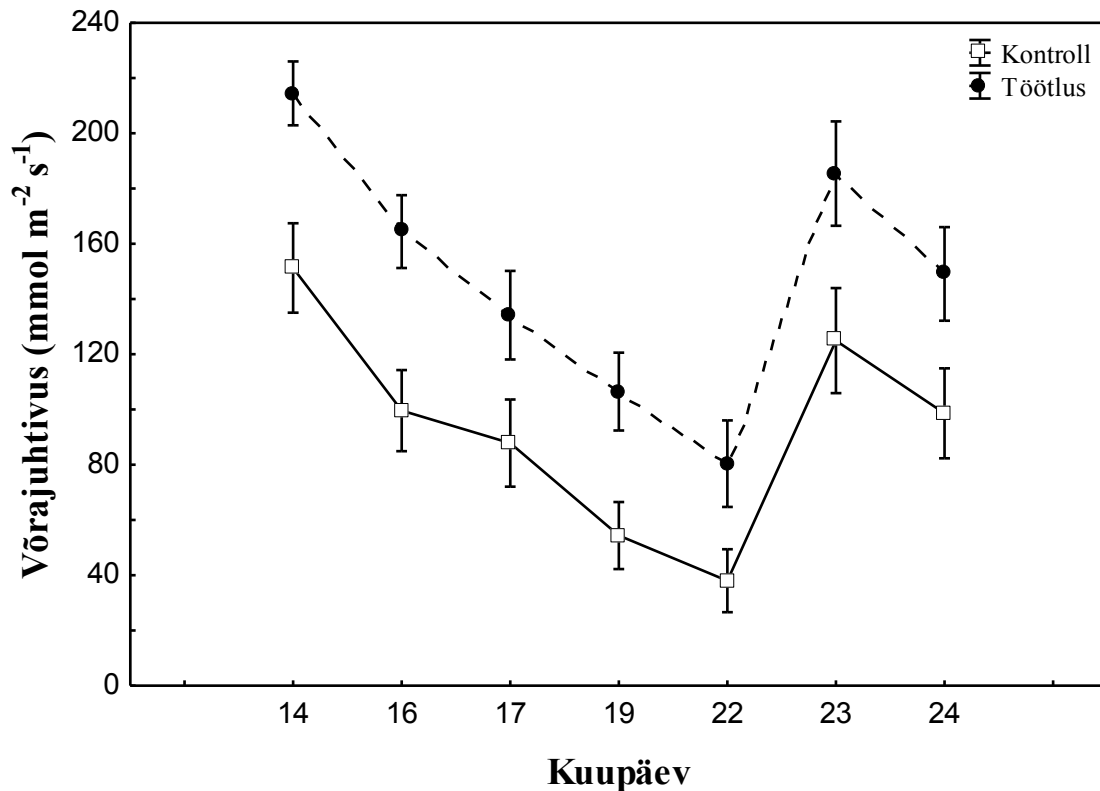
Joonis 1. Puude ksüleemivoo tiheduse ööpäevane käik kontrollis ja niisutuses kogu mõõteperioodi vältel (\pm standardvea hinnang).



Joonis 2. Puude ksüleemivoo tihedus kontrollis ja niisutuses niisutamise läbiviimise ajal (\pm standardvea hinnang).

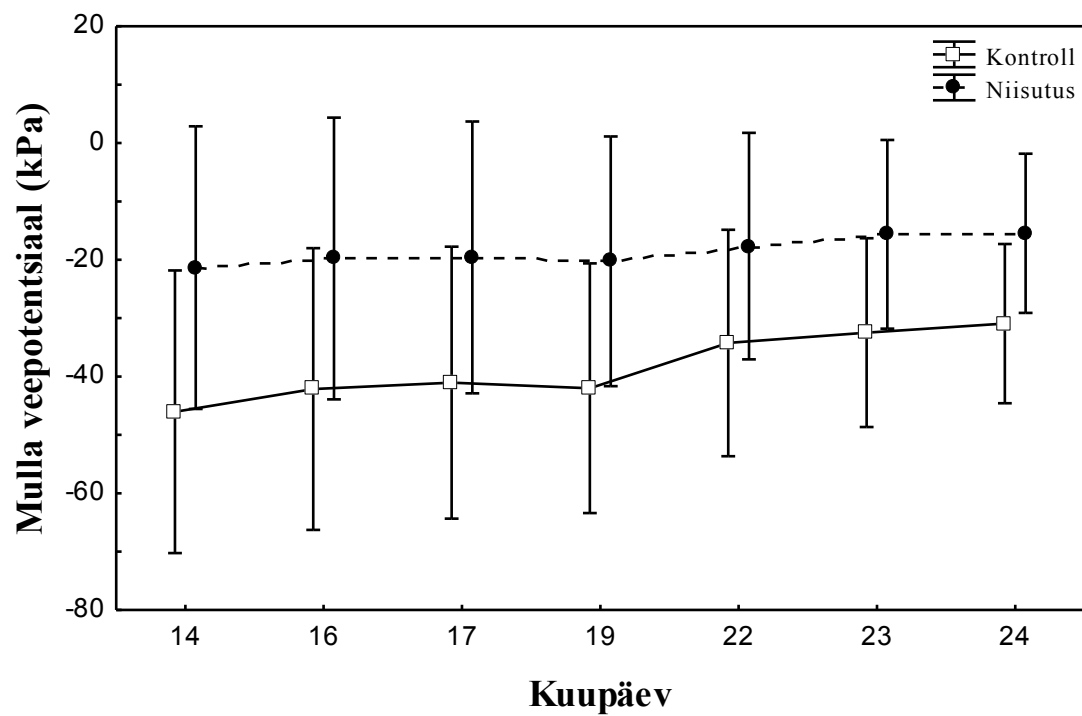


Joonis 3. Puude võra veeauru juhtivuse päevane (10.00-18.00 h) käik kontrollis ja niisutuses kogu mõõteperioodi vältel (\pm standardvea hinnang).

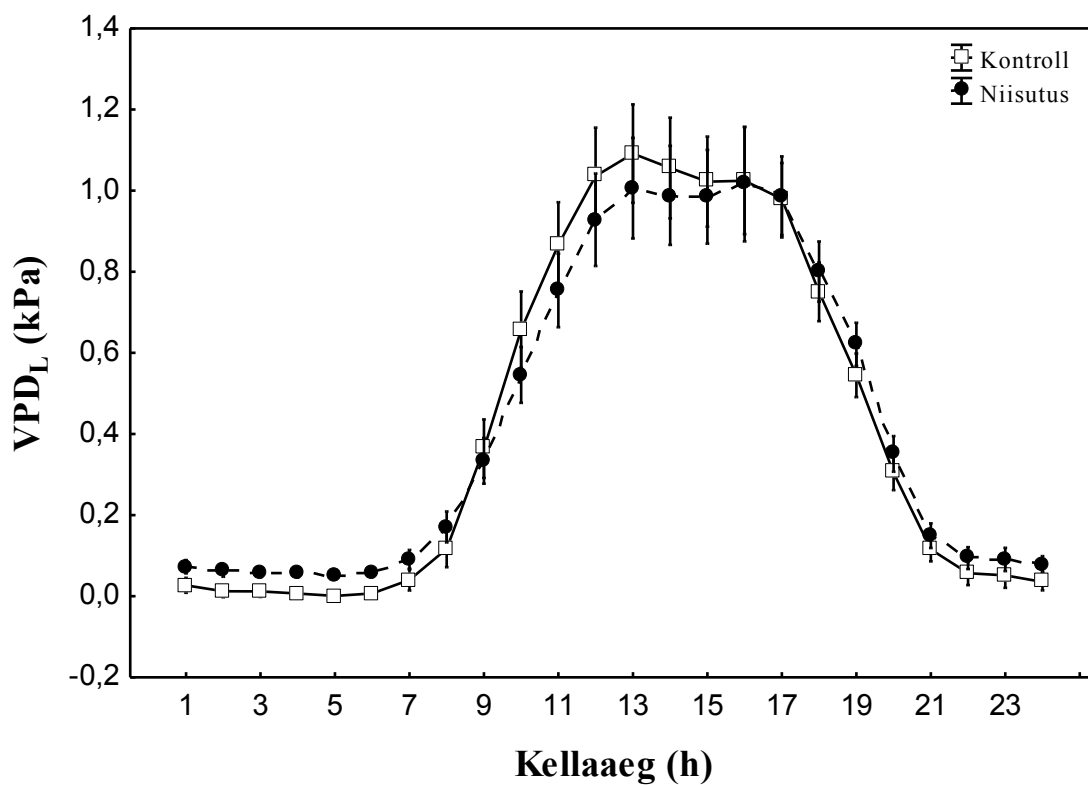


Joonis 4. Puude võra veeauru juhtivus niisutuses ja kontrollis niisutamise läbiviimise ajal (\pm standardvea hinnang).

Ehkki mulla veepotentsiaal varieerus töötluste vahel, statistiliselt olulist ($p=0,5$) erinevust töötluste vahel ei tuvastatud (joonis 5). Mulla veepotentsiaal varieerus ka alustaimestiku sektorites, olles kontrolli lihtsas alustaimestiku sektoris keskmiselt $-48,3$ kPa, samal ajal kui niisutusringis on vastav väärtus $-23,0$ kPa. Kontrollringi keerulise alustaimestiku sektoris on keskmine mulla veepotentsiaal $-27,8$ kPa ning niisutusringis $-13,6$ kPa. Lehe ja atmosfääri vahelise veeauru rõhu erinevuse (VPD_L) ööpäevane käik varieerus samuti töötluste vahel (joonis 6). Niisutamise ajal oli VPD_L niisutus- ja kontrollringis vastavalt $0,82$ ja $0,88$ kPa; seega oli VPD_L niisutustöötluses keskmiselt $6,8\%$ väiksem.



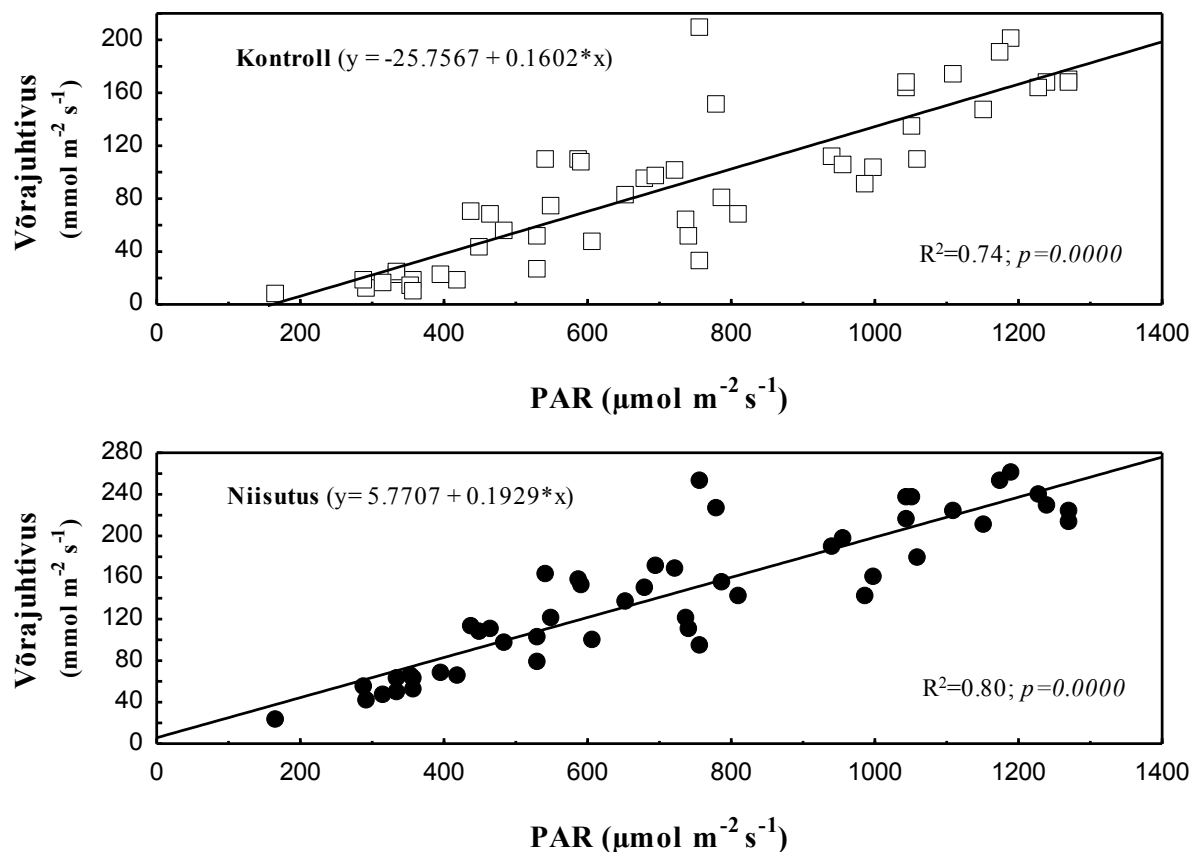
Joonis 5. Keskmise mulla veepotentsiaal niisutuses ja kontrollis (\pm standardvea hinnang).



Joonis 6. Veeauru rõhu erinevuse ööpäevane käik atmosfääri ja lehe vahel (VPD_L) niisutuses ja kontrollis (\pm standardvea hinnang).

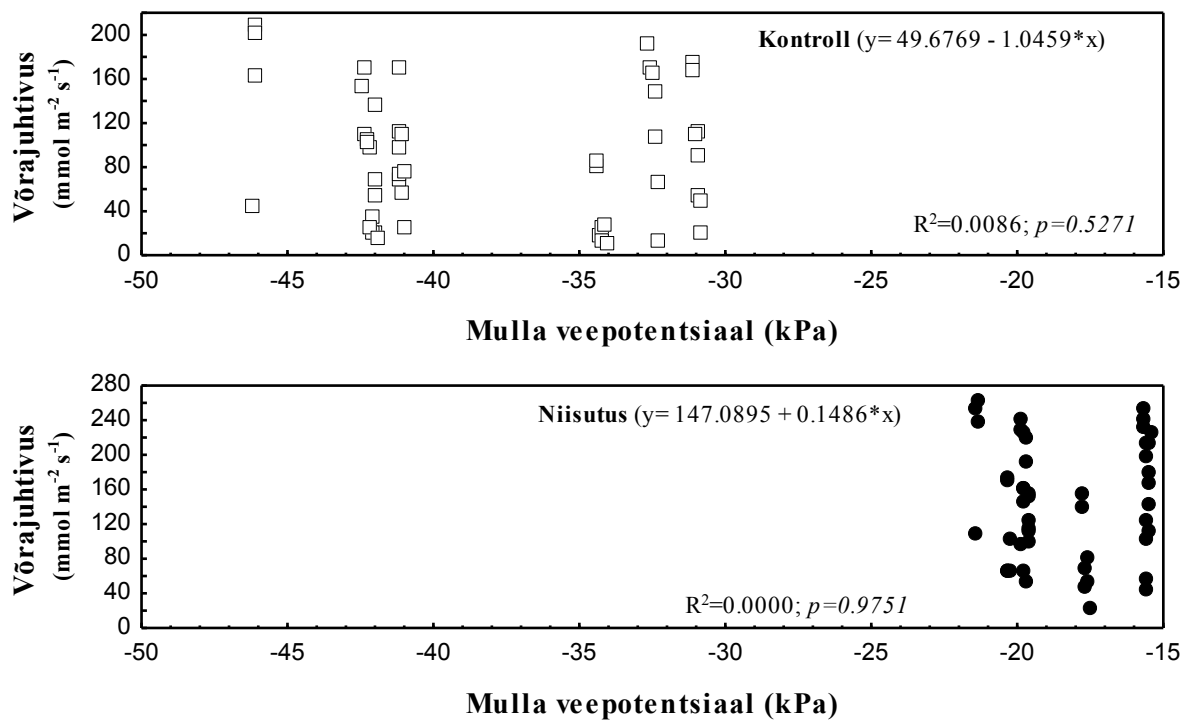
3.2 Võra veeauru juhtivuse sõltuvus keskkonnaparametritest

Ilmneb, et fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus (PAR) on hübriidhaava võra veeauru juhtivust enim mõjutav keskkonnafaktor (joonis 7). Vaadeldav parameeter oli tugevas seoses võra juhtivusega nii kontrollis kui niisutusringis, kirjeldades vastavalt 74% ja 80% võra juhtivuse varieeruvusest.

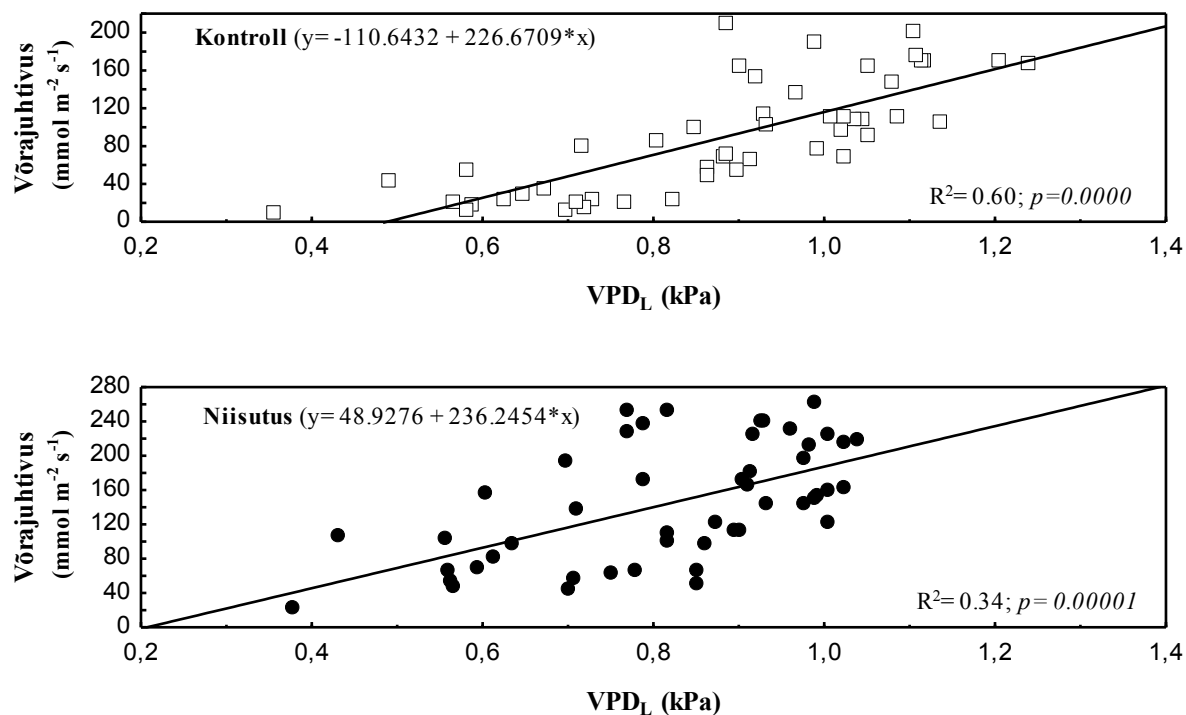


Joonis 7. Võra veeauru juhtivuse seos fotosünteesiliselt aktiivse kiirgusvoo tihedusega (PAR) kontrollis ning niisutuses mõõdetuna niisutuse ajal.

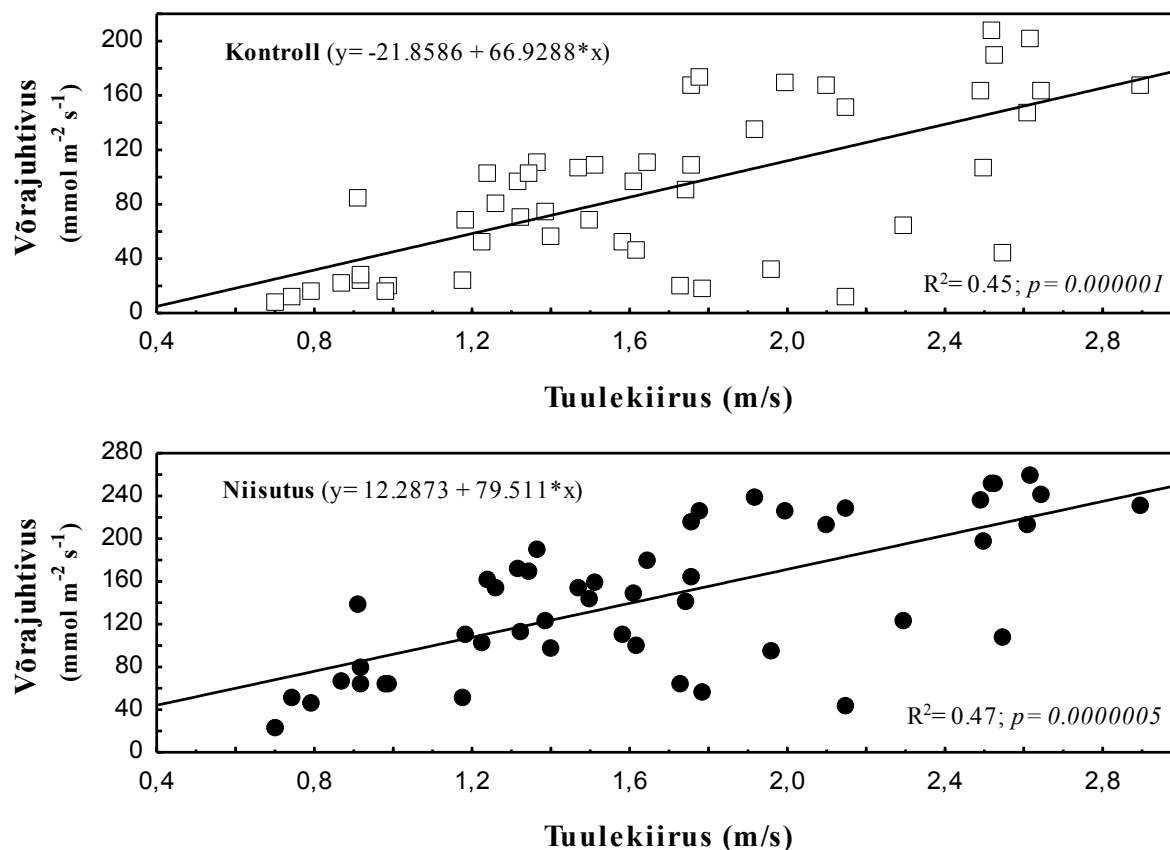
Mulla veepotentsiaali seos võrajuhtivusega statistiliselt oluliseks ei osutunud ($p > 0,05$; joonis 8). Vaadeldes võrajuhtivuse seost veeauru rõhkude erinevusega (joonis 9), on mõlemas töötluses statistiliselt oluline seos ($p < 0,05$). Samuti on võrajuhtivus seotud tuule kiirusega nii kontrollis kui niisutuses (joonis 10), kirjeldades uuritava tunnuse varieeruvusest kontrollisringis 45% ja niisutusringis 47%.



Joonis 8. Võra veeauru juhtivuse seos mulla veepotentsiaaliga kontrollis ning niisutuses mõõdetuna niisutamise ajal.



Joonis 9. Võra veeauru juhtivuse seos vee aururõhu erinevusega lehe ja atmosfääri vahel (VPD_L) kontrollis ja niisutuses mõõdetuna niisutamise ajal.



Joonis 10. Võra veeauru juhtivuse seos tuulekiirusega kontrollis ja niisutuses mõõdetuna niisutamise ajal.

Mitmese regressiooni analüüsis (tabel 1) tuvastati, et võra juhtivus on olenemata tööstlusest kõige enam mõjutatud fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse hulgast, aga ka mulla veepotentsiaalst, mis nii kontrollis kui niisutuses kirjeldas 3% kogu võra veeauru juhtivuse varieeruvusest. Kontrollringis mõjutas võra juhtivust ka VPD_L , niisutusringis ei tulnud antud seos statistiliselt oluliseks. Võra juhtivust iseloomustavatest keskkonnafaktoritest tõuseb esile ka tuulekiirus, mis kirjeldab nii kontroll- kui niisutusringis täiendavalt 2% kogu varieeruvusest.

Tabel 1. Mitmese regressioonanalüüsi tulem nelja keskkonnafaktori mõjust võra veeauru juhtivusele.

Töötlus	Samm	Keskkonnafaktor	Determinatsiooni koefitsent		Olulisus
			Kumulatiivne väärtus	Muutus	
Kontroll	1	Fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus	0.74	0.74	<0.001
	2	Mulla veepotentsiaal	0.77	0.03	<0.01
	3	VPD _L	0.80	0.03	<0.02
	4	Tuulekiirus	0.82	0.02	<0.03
Niisutus	1	Fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus	0.80	0.80	<0.001
	2	Mulla veepotentsiaal	0.83	0.03	<0.003
	3	Tuulekiirus	0.86	0.02	<0.009

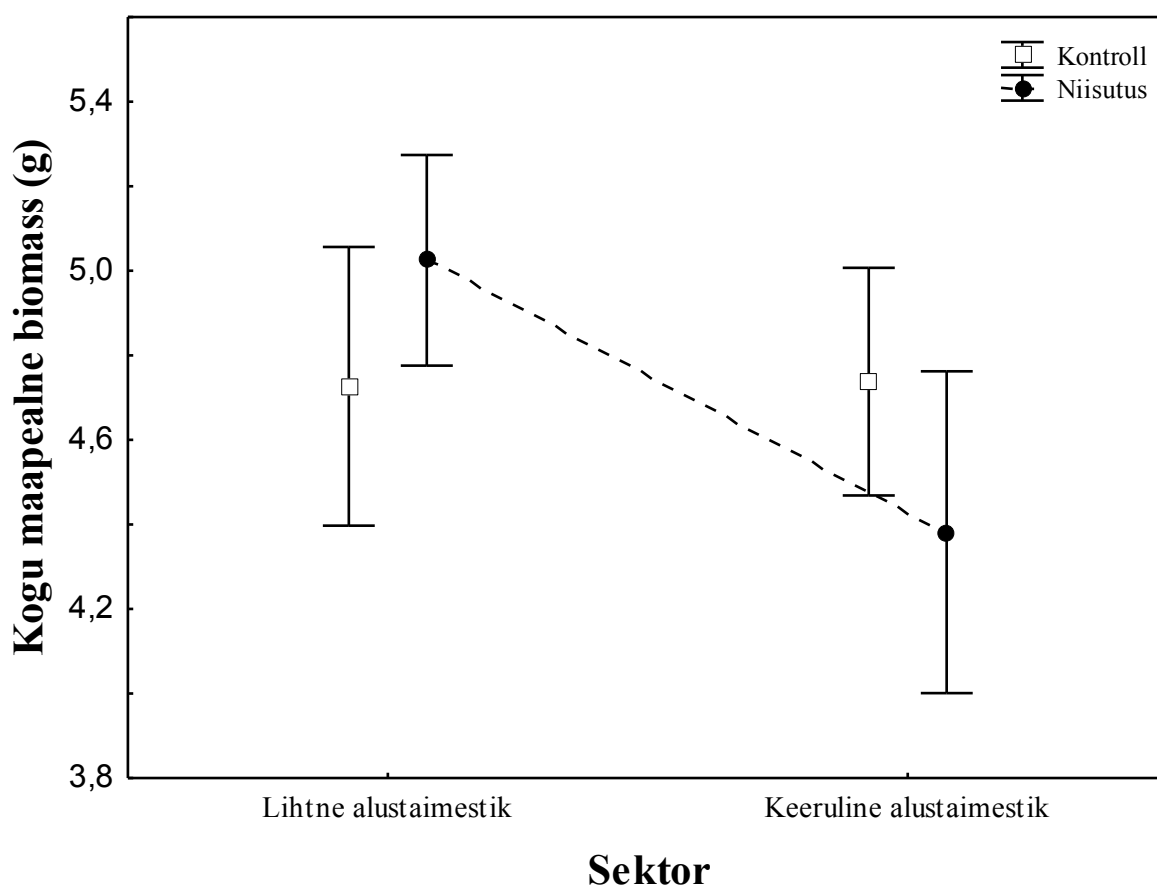
3.3 Töötluste ning alustaimestik mõju hübriidhaava karakteristikutele

Antud katse tulemusena saab öelda, et katseringi alustaimestik mõjutab niisutusringis kasvavate puude biomassi (joonis 11). H2 lihtsa alustaimestiku sektoris on biomass suurem, kui sama katseringi keerulises alustaimestikus kasvavatel puudel ($p=0,040$). Samal ajal töötluste vaheline erinevus puudus ($p>0,05$). Biomassi erinevused võivad tuleneda suures osas tüve kuivmassist (joonis 12), ka selle parameetri puhul esinevad alustaimestikust tingitud erinevused niisutusringis ($p=0,046$).

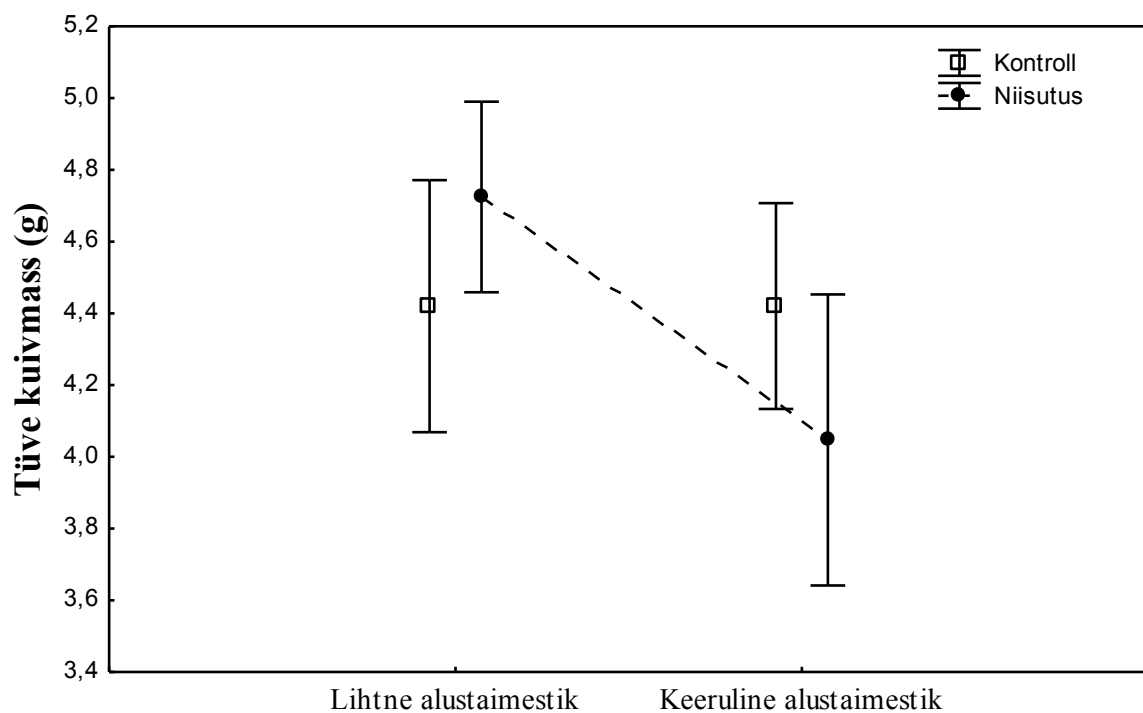
Lehtede kuivkaal (joonis 13) aga ei erine töötluste ega alustaimestiku võrdluses ($p>0,05$). Ka lehtede arvu võrdlus eri kasvukeskkonna puude vahel (joonis 14) ei erine olenevalt töötlustest või alustaimestikust ($p>0,05$).

Ksüleemivoo tihedus (joonis 15) erineb ringi siseselt alustaimestike võrdluses ($p=0.026$). Niisutusringi lihtsa alustaimestiku sektoris on ksüleemivoo tihedus suurem kui kontrollringi samas sektoris.

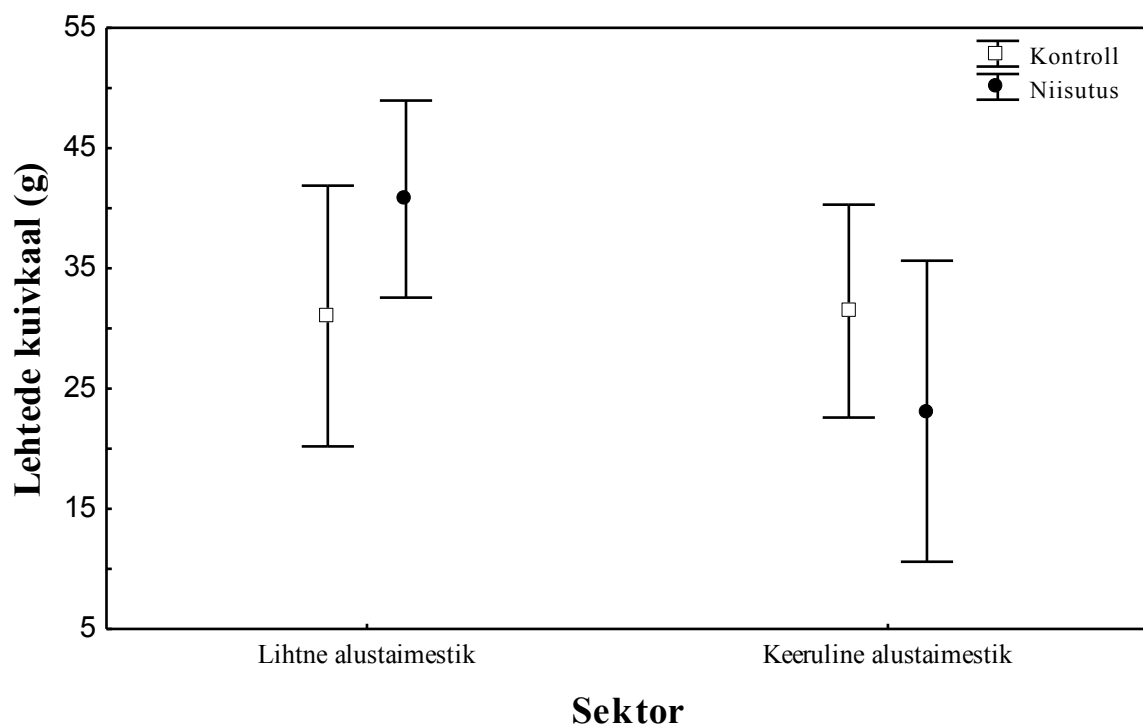
Toitainete sisaldus lehes (joonis 16) erineb fosfori puhul, mille kontsentratsioon on suurem niisutusringis kui kontrollringis ($p=0.009$). Samuti erineb P sisaldus alustaimestiku sektorite vahel – keerulises alustaimestikus on lehtedes väiksem fosfori kontsentratsioon kui lihtsas alustaimestikus ($p=0.02$). Lämmastiksisaldus lehes ei erinenud töötluste ega alustaimestiku vahel ($p>0.05$).



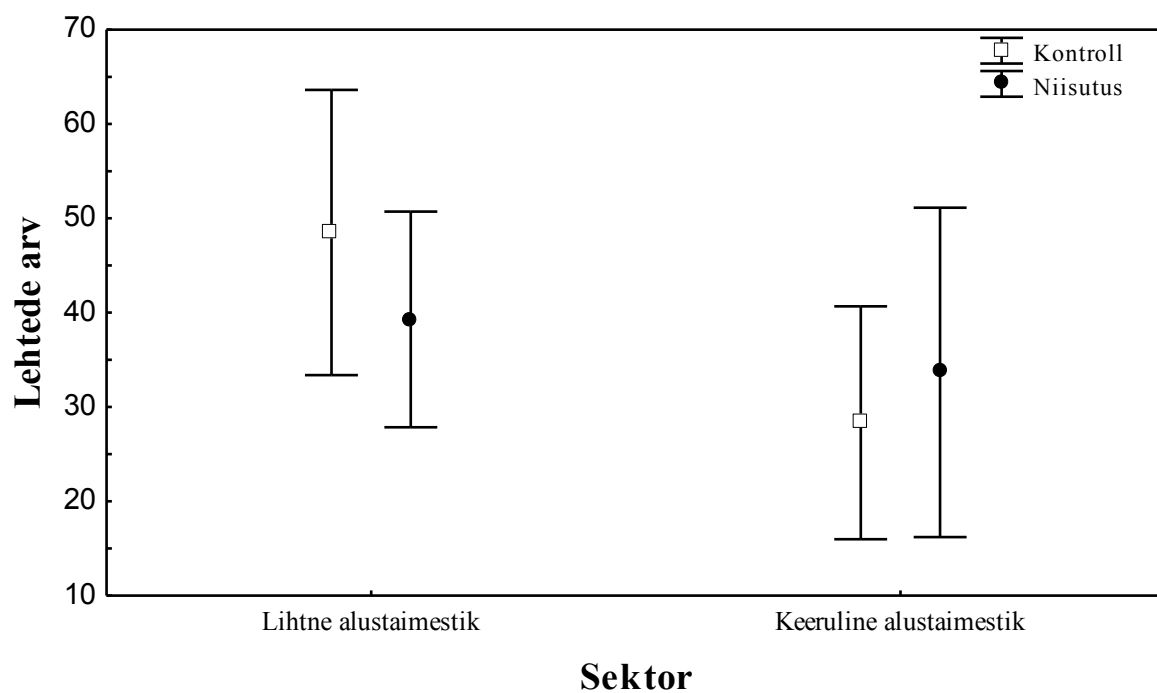
Joonis 11. Kogu maaapealse biomassi varieeruvus töötluste ja alustaimestiku vahel (\pm standardvea hinnang).



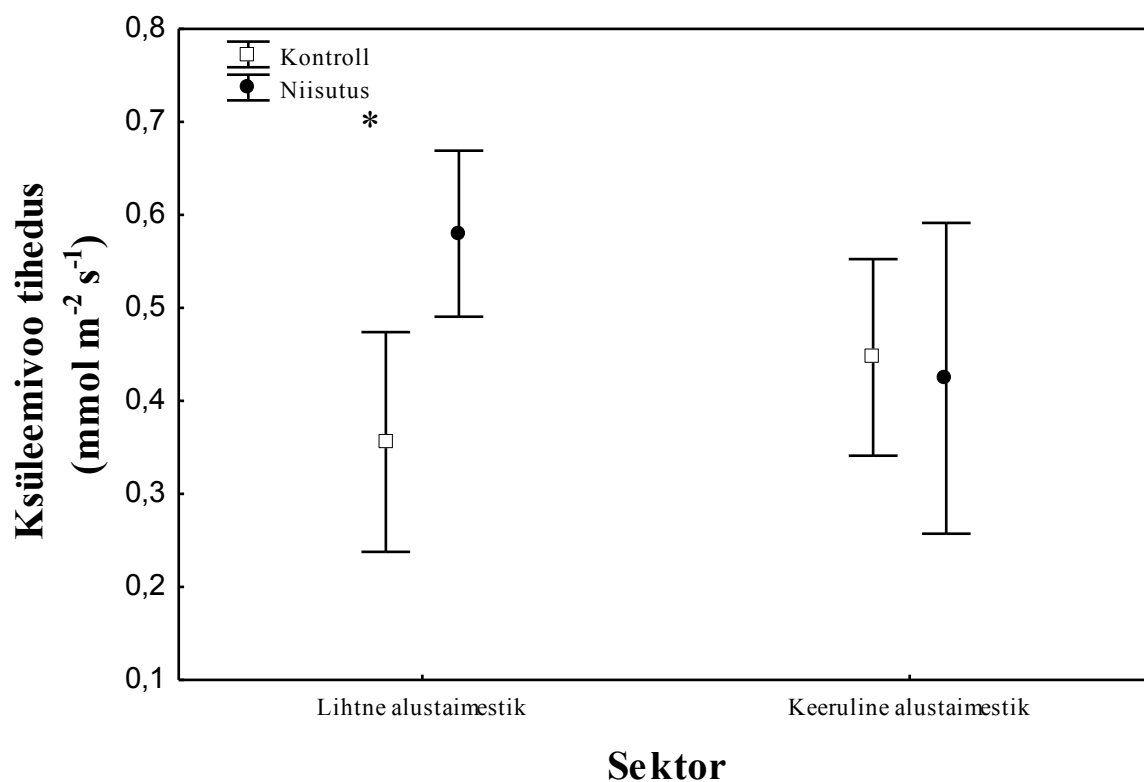
Joonis 12. Tüve kuivmassi varieeruvus töötluste ja alustaimestiku vahel (\pm standardvea hinnang).



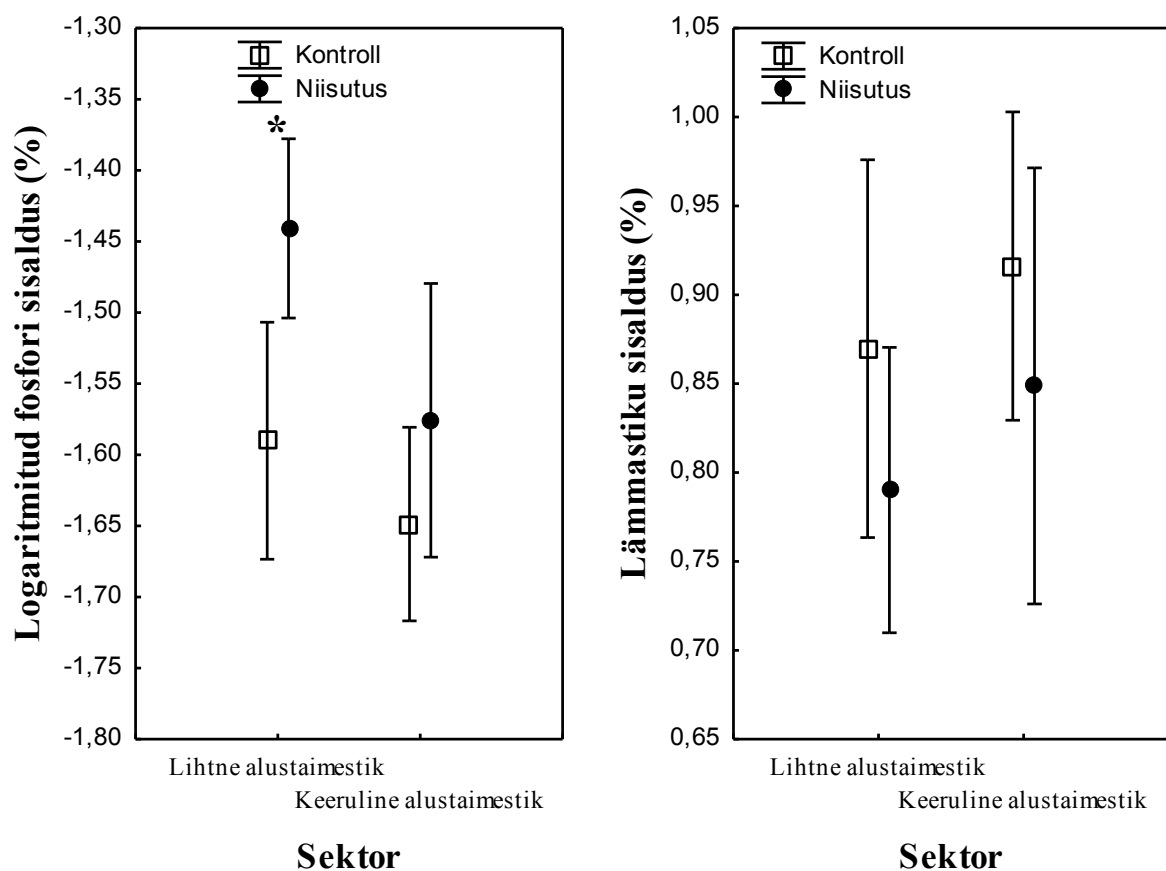
Joonis 13. Lehtede kuivkaalu varieeruvus töötluste ning alustaimestiku vahel (\pm standardvea hinnang).



Joonis 14. Lehtede arvu varieeruvus töötluste ja alustaimestiku vahel (\pm standardvea hinnang).

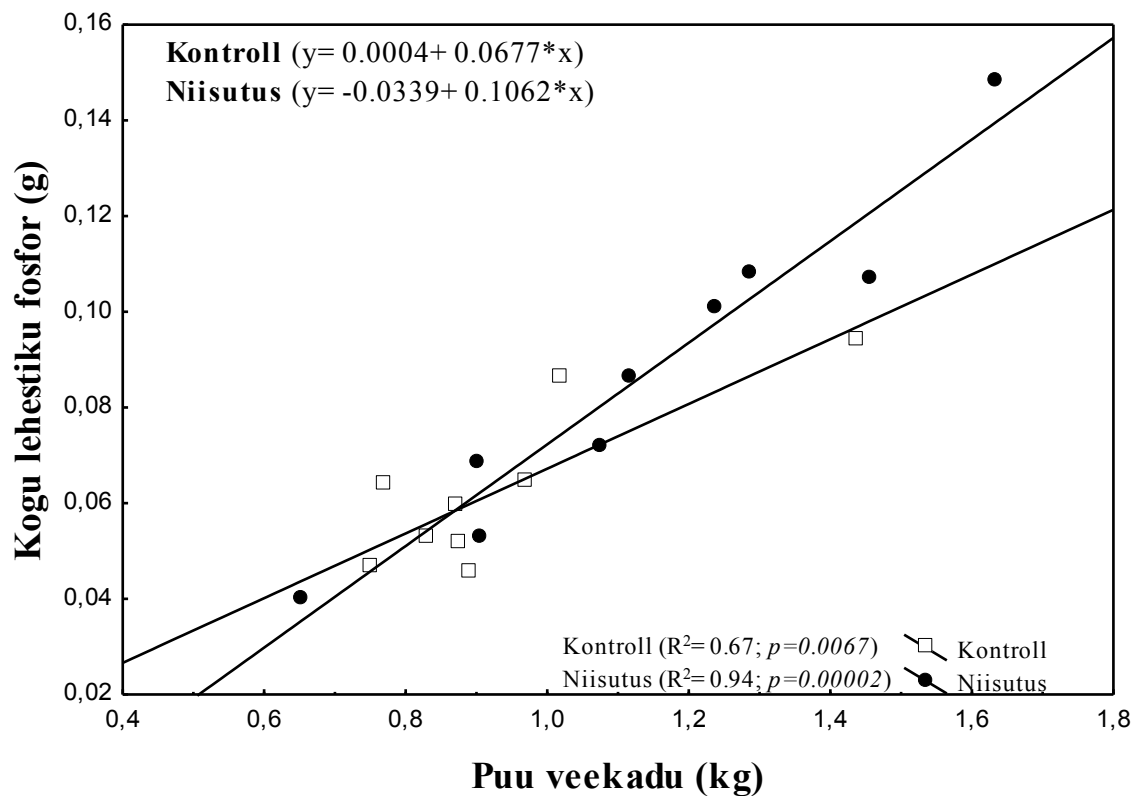


Joonis 15. Ksüleemivoo tiheduse varieeruvus töötluste ja alustaimestiku võrdluses (\pm standardvea hinnang). *Töötluste vaheline statistiliselt oluline erinevus ($p < 0.05$; Tukey HSD test).

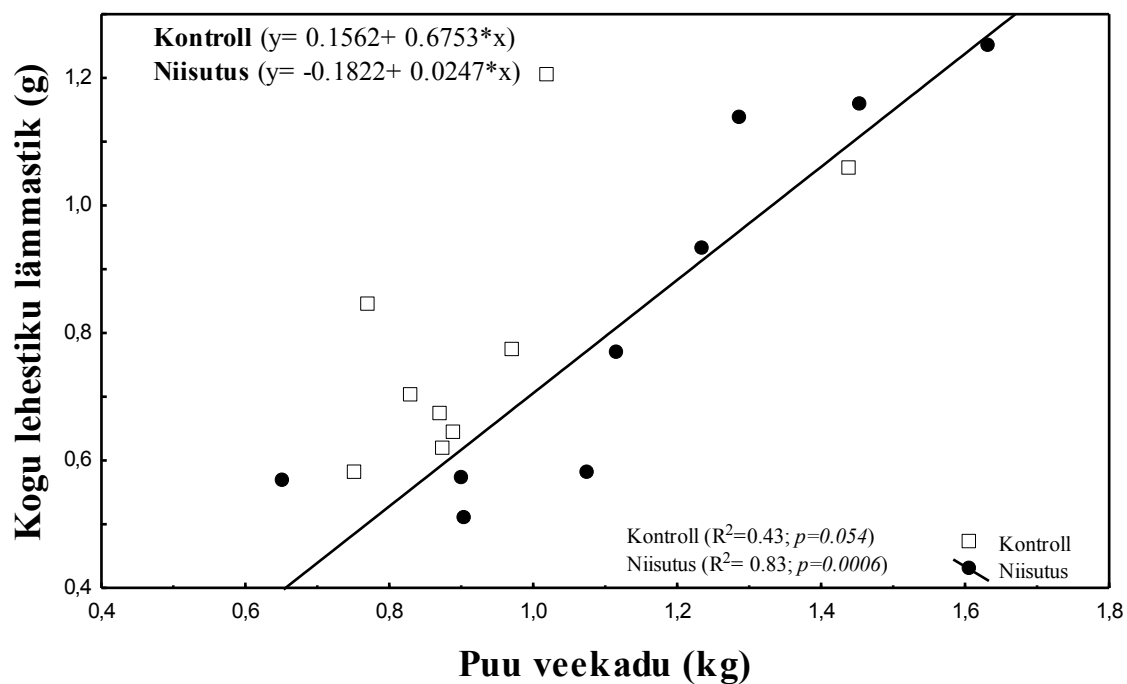


Joonis 16. Toitainete sisalduse varieeruvus töotluste ja alustaimestiku võrdluses (\pm standardvea hinnang). *Töotluste vaheline statistiline oluline erinevus ($p < 0.05$; Tukey HSD test).

Fosfori omastamisel (joonis 17) avaldub nii kontroll- kui niisutusringis tugev seos puude veekaoga ($p < 0,05$). Kuigi ülesvõetud lämmastiku koguse ja puude veekao vahel kontrollis seos puudub (joonis 18), siis niisutuses on kogu lehestiku lämmastiku hulk statistiliselt olulises seoses puud läbiva veehulgaga ($p < 0,001$).



Joonis 17. Kogu lehestiku fosfori hulga seos kontroll- ja niisutusringis puud läbiva ööpäeva keskmise veehulgaga.



Joonis 18. Kogu lehestiku lämmastiku hulga seos kontroll- ja niisutusringis puud läbiva ööpäeva keskmise veehulgaga.

4. ARUTELU

4.1 Suurenenud õhuniiskuse mõju keskkonnatingimustele ning hübriidhaava veevahetusele

FAHM katses võib niisutamise tulemusel saavutada õhuniiskuse kuni 18% tõusu niisutamise ajal, jäädes üldiselt kogu mõõteperioodi töötluste vahelisel võrdluses 7% kõrgemale tasemele niisutuses (Kupper et al., 2011). Käesolevas uurimuses saavutati manipulatsiooni tulemusel samuti oodatavalt suurem suhtelise õhuniiskuse kontsentratsioon niisutusringis ehkki erinevus kontrollala ja niisutuse vahel oli 3,8%. Lehetemperatuuri erinevus antud katses oli küll marginaalne, kuid varasemates uuringutes (Kupper et al., 2011) on täheldatud kõrgeenenud õhuniiskuse tõttu langenud lehetemperatuuril täiendavat mõju vee aururõhkude erinevuse vähenemisele taimelehe ja atmosfääri vahel. Ka mulla veepotentsiaali puhul näitavad pikemaajalised vaatlused FAHM alal suuremat mullavee hulka niisutusringides (Kupper et al., 2011, Niglas et al., 2014), mida seostatakse nii suurenenud sademete hulga kui transpiratsiooni langusest tuleneva suurema säilinud veehulgaga mullas, kuigi antud katses ei erine mulla veepotentsiaal statistiliselt oluliselt töötluste võrdluses. VPD_L erinevus niisutus- ning kontrollringi võrdluses erines käesolevas uurimuses 6,8%. Seevastu, Niglas et al. (2015) uurimuses täheldati 2013 aasta suvekuudel VPD madalamaid väärtusi niisutusringis (VPD vähenes niisutamise ajal 9,6%). Põhjus miks antud töös oli VPD_L erinevus väiksem võib peituda uuritava perioodi lühiajalisuses ning ka selle ilmastikutingimustes, kuna niisutamise efektiivsus on ilmastikust sõltuv ja seetõttu ajas muutuv (Kupper et al., 2011)

Paljudes uurimustes on täheldatud VPD vähenemisest tulenevat transpiratsiooni langust taimedes (Pataki et al., 1998; Meinzer, 2003; Bovard et al., 2005; Hölscher et al., 2005), kuid antud uurimuses ei avaldanud niisutamine ksüleemivoo tihedusele statistiliselt olulist mõju vaid viitab pigem suurematele veekadudele niisutustöötlustes. Su et al. (2014) on viidanud, et lehestiku hea veevarustuse põhjused peituvat ulatuslikus juurestikus ning kõrges mulla veepotentsiaalis. Kudoyarova et al. (2007) on seletanud ksüleemivoo intensiivsuse tõusu küll madalama õhuniiskuse tingimustes läbi õhulõhede suurenenud avatuse, aga ka kõrgeenenud õhuniiskuse tingimustes võib mullast pärit suurem veehulk tingida õhulõhede suurema avatuse ning läbi õhulõhede käitumusliku eelise võimaldada transpiratsiooni edukamat toimimist, samas vältides veedefitsiidi seisundit (Kudoyarova et al., 2007).

Vaatamata VPD_L vähenemisele ja sellest tulenevale võimalikule transpiratsiooni aeglustumisele on peetud kiirekasvuliste liikide kasvueeliseks niiskusolude suurenedes nii õhulõhede morfoloogia (Torre et al., 2003) kui õhulõhede sulgumise tundlikkuse vähenemist mullavee defitsiidile (Nejad & Van Meeteren, 2005, Rezaei Nejad et al., 2006), mis võimaldaks jätkata süsiniku assimilatsiooni ja säilitada kasvukiirust niiskemates kliimatingimustes. Käesolevas katses oligi võra veeauru juhtivus suurem niisutustöötuse hübriidhaabadel, mis tõenäoliselt tulenes VPD_L vähenemisest. Sarnast võrajuhtivuse tõusu VPD vähenemisel on märkinud ka Popišilova (1996), Fordham et al. (2001) ja Nejad & Van Meeteren (2005), kus VPD vähenemine suurendab õhulõhede juhtivust ja seeläbi transpiratsiooni. Võrajuhtivuse suuremat näitu niisutusringis on seostatud ka mulla suurema veepotentsiaaliga (Kupper et al., 2011).

Olenemata töötusest mõjutas võra veeauru juhtivust kõige enam fotosünteesiliselt aktiivse kiirgusvoo tihedus. Selline tulemus on kooskõlas mitmete varasemate uurimustega (Aasamaa et al., 2004; Lemoine et al., 2002; Aerts et al., 2007; Sellin & Lubenets, 2010), sest täieliku valgustatuse korral on päikesekiirgus peamine ksüleemivoogu käivitav tegur võras (Aerts et al., 2007).

4.2 Suurenenud õhuniiskuse mõju toitainete omastamisele

Ksüleemivoo tiheduse ja toitainete omastamise vahelisi seoseid toetavad mitmed eksperimendid (Scholz et al., 2007; Cramer et al., 2009; Kupper et al., 2012). FAHM'i varasemates uurimustes ja ka antud katses on keskendutud peamiselt lämmastiku ja fosfori kontsentratsiooni muutustele, kuna nimetatud elemendid kuuluvad paljude orgaaniliste ühendite koosseisu ja on taimede jaoks sageli limiteerivad. Antud töös ei täheldatud statistiliselt olulisi erinevusi lehe lämmastiksisalduses niisutus- ja kontrollringi vahel, pigem näib mõlemas töötuses olevat lämmastiku ülesvõtt piisav. Nii Sellin et al. (2013) kui Tullus et al. (2012) näitasid niisutusringi puudel lehe lämmastiksisalduse langust võrreldes kontrollringiga. Sellin et al. (2013) uurimuses arukaskedel vähenes niisutusringis ka lehe fosforisisaldus 35%, mis on vastuolus antud töö suurema fosfori kättesaadavusega niisutusringis. Suurem fosforisisaldus niisutusringi puude lehtedes ei tulene tõenäoliselt töötlustevahelisest mullatoitainete sisalduse erinevustest, sest 2009 aasta andmed viitavad väikestele mullakoostise erinevustele (kontrollringi fosforisisaldus 26,5 mg/kg, niisutusringis

21,0 mg/kg). Seega erinevus varasema ja antud uurimuse vahel võib tuleneda I uurimisperioodist pärit puude vähemulatuslikumas juurestikus, mis võib põhjustada erinevusi iseäranis vähemliikuvate elementide (nagu fosfor) omastamisel. Massivooluga omastatava fosfori osakaal on üldiselt väike, kuna Pi difusioon mullalahusesse on aeglane (Lynch & Brown, 2008), käesolevas töös avaldus aga fosfori kättesaamisel tugev seos veekaoga, seega võib arvata, et suurem veehulk niisutusringi mullas võib mõjutada fosfori omastamist positiivselt ja kiirendada seeläbi Pi difusiooni. Tõenäoliselt võimaldab võsutekkeliste hübriidhaabade ulatuslikum juurestik fosfori suuremat omastamist peamiselt ligikasvamise meetodil (Cramer et al., 2009). Erinevalt kontrollringist sõltub lämmastiku ülesvõtt sõltub niisutusringis tugevalt veekaost, mis võib viidata võimalikule erisusele lämmastiku omastamise mehhanismis töötluste vahel.

Varasemad FAHM uuringud imijuurte morfoloogia vallast viitavad muutustele eripinnas ja -pikkuses, samuti biomassis ja juuri asustavates seenekooslustes, mis tõenäoliselt võimaldavad kompenseerida vähenenud toitainete ülesvõttu (Parts et al., 2013; Rosenvald et al., 2014). Miilvee (2014) uurimustöö näitab hübriidhaava juurte eripikkuse ja eripinna suurenemist kõrgeenenud õhuniiskuse tingimustes ning Parts jt. (2013) näitasid, et iseäranis ulatuslikud olid juurte morfoloogilised muutused lihtsa alustaimestiku sektoris. Teadaolevalt olenevad taime investeringud kas maa-alusesse või maapealsesse ossa sellest, kus asub enam limiteeriv ressurss (Brouwer, 1963; Poorter et al., 2012; Shipley & Meziane, 2002). FAHM I katseperioodil viitavad juurte morfoloogilised muutused risosfääris asuvatele piirangutele, mistõttu süsinik tuli suunata maa-alla ja lõivu maksti maapealsete osade ja teiste bioloogiliste funktsioonide arvelt. Fenotüübiline plastilisus on taimele kulukas, vastasel juhul produtseeriksid kõik isendid erinevates keskkondades alati sobilikku fenotüüpi (De Witt, 1998). Kuigi lämmastiku kontsentratsiooni töötluste vahelises varieeruvuses küll statistiliselt oluline erinevus puudub, võib eeldada, et niisutusringi toitainete omastamine põhineb nii kõrgemal mulla veepotentsiaalil, mis aitab ka vähemliikuvatel elemenditel difundeeruda ning ulatuslikumal juurestikul, mis võimaldab hübriidhaabadel säilitada ressursside paigutust maapealsetesse osadesse ka muutunud kliimatingimustes.

4.3 Töötluste ning alustaimestiku mõju hübriidhaava kasvule ning veevahetusele suurenenud õhuniiskuse tingimustes

Kõrgenenud õhuniiskuse mõju uurimisel on täheldatud nii taimede biomassi suurenemist (Leuschner, 2002) kui vähenemist (Lendzion & Leuschner, 2008). Leuschner (2002) uurimuses suurenes lehepind madalatel VPD näitudel. FAHM alal tehtud uuringud viitavad mõningale liigispetsiifilisele käitumisele. Nimelt vähenes hübriidhaaval (Tullus et al., 2012) niisutuse tagajärjel küll lehe pindala, aga suurenes lehtede arv. Samades tingimustes kasvatatud arukaskedel vähenes ka kogu lehestiku pindala (Sellin et al., 2013). Antud uurimuses ei ole töötluste ega alustaimestiku võrdluses statistiliselt olulist erinevust lehtede kuivmassis ega lehtede arvus. Küll aga selgub antud tööst alustaimestiku roll niisutustöötlustes ning hübriidhaabade võime vaatamata suurematele konkurentsitingimustele kasvatada biomassi maapealsetes osades. Selline tulem võib kujuneda fosfori suuremast kättesaadavusest. Erinevalt käesoleva töö tulemustest näitasid Rosenväld et al. (2014) arukasel suurenenud maapealseid biomasse metsa alustaimestiku sektoris kasvades, kuid hübriidhaava puhul ei avaldanud alustaimestik mõju biomassile. Niisutustöötluste lihtsa alustaimestiku sektoris võib praeguse võsutekkelise hübriidhaava suurem ksüleemivoo tihedus ja maapealne biomass ning kõrge lehtede P kontsentratsioon olla tingitud ulatusliku, varasemalt kujunenud juurestiku olemasolust. See omakorda viitab, et FAHM katse I uurimisperioodi jooksul limiteerisid puude kasvu ja toitainete omastamist tõenäoliselt risosfääriga seonduvad protsessid. Seevastu II uurimisperioodi tulemused on varasemast erinevad. Tulevikus tasub kindlasti uurida ka võsutekkelise hübriidhaava imijuurte morfoloogiat ja risosfääri protsesse, et iseloomustada antud uurimuse tulemusi fosfori omastamises.

KOKKUVÕTE

Käesoleva töö eesmärgiks oli uurida, kuidas erineb võsutekkelise hübriidhaava veevahetus ja toitainete omastamine kõrgenenud õhuniiskuse tingimustes võrreldes FAHM katseala esimesest uuringuperioodist pärit andmetega, kus uuritavatel puudel täheldati mitmel juhul piiratud toitainete kättesaadavust ja vähenenud transpiratsiooni niisutustöötluses. FAHM II uurimisperioodi võsutekkelised puud omavad ilmselt juba ulatuslikumat juurestikku võrreldes sama katse algusaastatega ja võivad seetõttu reageerida suurenenud õhuniiskusele varasemast erinevalt.

Katse põhitulemused:

- Kõrgenenud õhuniiskus ei põhjustanud statistiliselt olulist langust hübriidhaava ksüleemivoo tiheduses, nagu see oli vaadeldav I uurimisperioodi algul.
- Niisutusringis kasvavatel hübriidhaavadel on võrajuhtivus kõrgem kui kontrollalal kasvavatel puudel, mida võib seostada pikaajalise VPD_L vähenemisega niisutusringis.
- Niisutusringi hübriidhaavadel on lehe fosforisisaldus suurem kui kontrollringis.
- Alustaimestikul tuvastati olevat hübriidhaabade maapealse biomassi kujunemisele oluline mõju just niisutusringis, varasemalt alustaimestiku mõju antud puuliigile ei ole täheldatud.

Katsetulemused viitavad, et võsutekkelised hübriidhaavad suudavad paremini kohaneda kõrgenenud õhuniiskusega. Võimalik, et nii varasem katsealal läbiviidud lageraie kui metsastumise protsess tervikuna võivad muuta alustaimestiku rolli puude kasvu seisukohalt, mille tõttu antud katsetulemused erinevad varasematest alustaimestiku mõju tulemustest.

Impact of environmental factors on water flux and nutrient uptake of vegetatively regenerated hybrid aspen in FAHM experiment

Laura Seedre

SUMMARY

The aim of this study was to investigate the effect of increased air relative humidity (RH) on the growth and nutrient uptake of vegetatively regenerated hybrid aspen saplings.

The increase in RH reduces vapour pressure difference between leaf and atmosphere (VPD_L), which is known as the main driving force for transpiration. As studies from the FAHM (Free Air Humidity Manipulation) first period indicate, decreased transpiration may cause reduction in growth and nutrient acquisition as the transpiration drives root to shoot xylem transport and mass flow of nutrients through the soil to the rhizosphere. At the same time due to reduced water flow, the soil water potential may increase under elevated air humidity. The concurrence of these somewhat opposites processes need further investigation due to predicted future rise in precipitation and higher atmosphere humidity for Northern Europe. In current experiment vegetatively reproduced hybrid aspen saplings from the II study period of the FAHM experiment was investigated. These regenerated saplings should have relatively more extensive root system compared to micropropagated plants. Therefore different responses could be expected compared to earlier studies about hybrid aspen functioning under elevated air humidity.

The main aims of the current study were: 1) to explore the influence of air humidity on xylem sap flow and canopy conductance in hybrid aspen; 2) to study how the acquisition of nutrients (nitrogen and phosphorus) will change in conditions of higher air relative humidity; 3) to investigate the impact of understory vegetation on water flux, growth and nutrient uptake in hybrid aspen.

The xylem sap flow, leaf temperature and environmental parameters were recorded from 12.08 to 27.08 in 2013. For comparison of the experimental data from the control (C2) and misting treatment (H2) were collected.

The results of the study demonstrate that:

- 1) Increased air relative humidity didn't cause any significant drop in aspen's xylem sap flux density as it was recorded in earlier period of FAHM study.
- 2) Hybrid aspens grown in H2 plot had higher canopy conductance to water vapour, and this could be related to decrease in VPD_L .
- 3) Leaf phosphorus content was higher in aspen trees grown in humidification plot.
- 4) Understorey vegetation influenced aspens under humidification through changes in aboveground tree biomass. Earlier studies have not shown the effect on understorey vegetation on aspen trees in FAHM experiment.

Supported by the results of the current study, vegetatively regenerated hybrid aspens may show good acclimation to increased air humidity. It could be that afforestation process may change the influence of understorey vegetation on hybrid aspen functioning.

TÄNUAVALDUS

Tahaksin tänada oma juhendajat Priit Kupperit meeldiva koostöö, heade nõuannete ja igakülgse abi eest! Samuti tänan Gristin Rohulat abivalmiduse ja toetuse eest.

KASUTATUD KIRJANDUS

- Aasamaa, K., Söber, A.** 2010. Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO₂ concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. *Environ. Exp. Bot.*, doi: 10.1016/j.envexpbot.2010.10.013.
- Aasmaa, K. Söber, A., Hartung, W., Niinemets, U.** 2004. Drought acclimation of two deciduous tree species of different layers in a temperate forest canopy. *Trees* 18: 93-101.
- Aerts, J-M., Steppe, K., Boonen, C., Lemeur, R., Berckmans, D.** 2007. Simulation of sap flow in a beech tree by means of a dynamic databased model as influenced by a solar eclipse. *Biosystems Engineering* 98: 446-454.
- Aliniaiefard, S., Malcolm Matamoros, P., van Meeteren, U.** 2014. Stomatal malfunctioning under low VPD conditions: induced by alterations in stomatal morphology and leaf anatomy or in the ABA signaling? *Physiol. Plant.* 152: 688-699. doi: 10.1111/ppl.12216.
- Assmann, S.M., Shimazaki, K.I.** 1999. The multisensory guard cell. Stomatal responses to blue light and abscisic acid. *Plant Physiol.* 119(3): 809-815. doi: 10.1104/pp.119.3.809
- Assmann, S.M., Snyder, J.A., Lee, Y.-R.J.** 2000. ABA-deficient (*aba1*) and ABA-insensitive (*abi1-1*, *abi2-1*) mutants of *Arabidopsis* have a wild-type stomatal response to humidity. *Plant Cell Environ.* 23(4): 387-395. doi: 10.1046/j.1365-3040.2000.00551.x.
- Attiwill, P.M., Leeper, G.W.** 1903-1986 (1987). Forest soils and nutrient cycles. *Melbourne University Press*: Beaverton.
- Barber, S.A.** 1995. Soil Nutrient Bioavailability: A Mechanistic Approach. *John Wiley & Sons*, New York, pp. 180-202.
- Borja, I., De Wit, H.A., Steffenrem, A., Majdi, H.** 2008. Stand age and fine root biomass, distribution and morphology in a Norway spruce chronosequence in southeast Norway. *Tree Physiology* 28: 773-784.
- Bovard, B., Curtis, P., Vogel, C., Su, H.-B., Schmid, H.** 2005. Environmental controls on sap flow in a northern hardwood forest. *Tree Physiology* 25: 31-38.

- Brodrribb, T., Hill, R.S.** 1999. The importance of xylem constraints in the distribution of conifer species. *New Phytologist* 143: 365 – 372.
- Brouwer, R.** 1963. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. Wageningen, Jaarb. IBS, pp 31-39.
- Burgess, SSO., Dawson, TE.** 2004. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D.Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant Cell Environ* 27:1023 – 1034.
- Chunying, Y., Wang, X., Duan, B., Luo, J., Li, C.** 2005. Early growth, dry matter allocation and water use efficiency of two sympatric *Populus* species as affected by water stress. *Environmental and Experimental Botany* 53: 315 – 322.
- Condon, A.g., Richards, R.A., Rebetzke, G.J., Farquhar, G.D.** 2004. Breeding for high water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany* 55: 2447-2460.
- Cowan, I.R.** 1977. Stomatal behavior and environment. *Adv Bot Res* 4:117–228
- Cramer, M., D. Hawkins, H-J. Verboom, G., A.** 2009. The importance of nutritional regulation of plant water flux. *Oecologia* 161:15-24.
- Cunninghaum, C.S.** 2004. Stomatal sensitivity to vapour pressure deficit of temperate and tropical evergreen rainforest trees of Australia. *Trees* 18: 399 – 407.
- Cunningham, C.S.** 2006. Effects of vapour pressure deficit on growth of temperate and tropical evergreen rainforest trees of Australia. *Acta Oecologica* 30, 399-406.
- DeWitt, T.J.** 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity: tests with predator-induced morphology and life history in a freshwater snail. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 465-480.
- Doley, D.** 1981. Fluoride and the Australian flora. In *Proceedings of the Seventh International Clean Air Conference*. Ann Arbor Science Publishers: USA.
- Domec, J-C., Schäfer, K., Oren, R., Kim, H.S., McCarthy, H.R.** 2010. Variable conductivity and embolism in roots and branches of four contrasting tree species and their

impacts on whole-plant hydraulic performance under future atmospheric CO₂ concentration. *Tree Physiol* 30: 1001-1015.

Easterling, D.R., Meehl, G.A., Parmesan, C., Changnon, S.A., Karl, T.R., Mearns, L.O. 2000. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science* 289: 2068-2074.

Eissenstat, D.M., Yanai, R.D. 1997. The ecology of root life span. *Advances in Ecological Research* 27: 1-62.

Ewers, B.E., Oren, R. 2000. Analyses of assumptions and errors in the calculation of stomatal conductance from sap flux measurements. *Tree Physiology* 20: 579–589.

Ewers, B.E., Oren, R., Kim, H-S., Bohrer, G., Lai, C-T. 2007. Effects of hydraulic architecture and spatial variation in light on mean stomatal conductance of tree branches and crowns. *Plant, Cell and Environment* 30: 483–496.

Fanourakis, D., Heuvelink, E., Carvalho, S.M.P. 2013. A comprehensive analysis of the physiological and anatomical components involved in higher water loss rates after leaf development at high humidity. *J. Plant. Physiol.* 170(10): 890-898. doi: 10.1016/j.jplph.2013.01.013.

Farquhar, G., D. Buckley, T., N. Miller, J., M. 2002. Optimal stomatal control in relation to leaf area and nitrogen content. *Silva Fennica* 36:625–637.

Ford, M.A., Thorne, G.N. 1974. Effects of atmospheric humidity on plant growth. *Annals of Botany* 38: 441-452.

Fordham, MC., Harrison-Murray, RS., Knight, L., Evered, CE. 2001. Effects of leaf wetting and high humidity on stomatal function in leafy cuttings and intact plants of *Corylus maxima*. *Physiol Plant* 113: 233–240.

Granier, A., Huc, R., Barigah, S.T. 1996. Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. *Agric Forest Meteorol* 78: 19 – 29.

Guyot, G., Scoffoni, C., Sack, L. 2012. Combined impacts of irradiance and dehydration on leaf hydraulic conductance: insights into vulnerability and stomatal control. *Plant Cell Environ* 35: 857-871.

Hansen, R., Mander, Ü., Soosaar, K., Maddison, M., Lõhmus, K., Kupper, P., Kanai, A., Sõber, J. 2013. Greenhouse gas fluxes in an open air humidity manipulation experiment. *Landscape Ecology* 28: 637-649.

Hölscher, D., Koch, O., Korn, S., Leuschner, Ch. 2005. Sap flux of five co – occurring tree species in a temperate broad-leaved forest during seasonal soil drought. *Trees* 19: 628 – 637.

Jaagus, J. 1999. Uusi andmeid Eesti kliimast. *Publicationes institute Geographici Universitatis Tartuensis*: 28-38. Tartu Ülikooli Kirjastus.

Kont, A., Jaagus J., Aunap R. 2003. Climate change scenarios and the effect of sea-level rise for Estonia. *Global and Planetary Change* 36: 1–15. [http://dx.doi.org/10.1016/S0921-8181\(02\)00149-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0921-8181(02)00149-2)

Kudoyarova, G.R., Veselov, D.S., Faizov, R.G., Veselova, S.V., Ivanov, E.A., Farkhutdinov, R.G. 2007. Stomata response to changes in temperature and humidity in wheat cultivars grown under contrasting climatic conditions. *Russ. J. Plant Physiol* 54: 46-49. Doi:10.1134/S1021443707010074

Kupper, P., Rohula, G., Saksing, L., Sellin, A., Lõhmus, K., Ostonen, I., Helimsaari, H-S., Sõber, A. 2012. Does soil nutrient availability influence night-time water flux of aspen samplings? *Environmental and Experimental Botany* 82: 37-42.

Kupper, P., Sellin, A. 2009. The intensity of night-time water use differs within a crown of a forest-grown *tilia cordata* tree. *Acta Horticulturae* 846: 229-236.

Kupper, P., Sõber, J., Sellin, A., Lõhmus, K., Tullus, A., Räim, O., Lubenets, K., Tulva, I., Uri, V., Zobel, M., et al. 2011. An experimental facility for free air humidity manipulation (FAHM) can alter water flux through deciduous tree canopy. *Environ Exp Bot* 72: 432–438.

Lemoine, D., Cochard, H., Granier, A. 2002 Within crown variation in hydraulic architecture in beech (*Fagus sylvatica* L.): evidence for a stomatal control of xylem embolism. *Ann. For. Sci.* 59: 19-27.

Lendzion, J., Leuschner, C. 2008. Growth of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings is limited by elevated atmospheric vapour pressure deficits. *Forest Ecology and Management* 256: 648–655.

- Leuschner, C.** 2002. Air humidity as an ecological factor for woodland herbs: leaf water status, nutrient uptake, leaf anatomy, and productivity of eight species grown at low or high vpd levels. *Flora - Morphol Distrib Funct Ecol Plants* 197: 262–274.
- Li, J. & Li, X.M.** 2014. Response of stomatal conductance of two tree species to vapor pressure deficit in three climate zones. *J. Arid Land* 6: 771-781. doi: 10.1007/s40333-014-0030-8.
- Liu, N., Dang, Q.-L., Parker, W. H.** 2006. Genetic variation of *Populus tremuloides* in ecophysiological responses to CO₂ elevation. *Canadian Journal of Botany* 84: 294-302.
- Liu, F., Jensen, C.R., Shahanzari, A., Andersen, M.N., Jacobsen, S.E.** 2005. ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying. *Plant Science* 168: 831-836.
- Lõhmus, K., Truu, M., Truu, J., Ostonen, I., Kaar, E., Vares, A., Uri, V., Alama, S., Kanal, A.** 2006a. Functional diversity of culturable bacterial communities in the rhizosphere in relation to fine-root and soil parameters in alder stands on forest, abandoned agricultural, and oil-shale mining areas. *Plant and Soil* 283: 1-10.
- Lõhmus, K., Truu, J., Truu, M.** et al. 2006b. Black alder as a promising deciduous species for the reclaiming of oil shale mining areas. In: Brebbia, C.A., Mander, Ü (Eds.), *Brownfields III. Prevention, Assessment, Rehabilitation and Development of Brownfield Sites*, WIT Transactions on Ecology and Environment, vol.94. WIT Press, Southhampton, Boston, pp. 87-97.
- Ludlow, M.M.** 1989. Strategies in response to water stress, Structural and functional response to environmental stresses: Water shortage. *SPB Academic Press*: The Netherlands.
- Lynch, J., P. Brown, K., M.** 2008. Root strategies for phosphorus acquisition. In.: White, P., J. Hammond, J., P. (eds.) *The Ecophysiology of Plant-phosphorus Interactions*. Vol. 7. Dordrecht: Springer, 2008. Print. *Plant Ecophysiology*.
- Martin, T.A., Brown, K.J., Kućera, J., Meinzer, F.C., Sprugel, D.G., Hinckley, T.M.** 2001. Control of transpiration in a 220-year-old *Abies amabilis* forest. *Forest Ecology and Management* 152: 211–224.

- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., and Yezzer, E.A.** 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol.* 178(4): 719-739. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x.
- Meinzer, F.C.** 2003. Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia* 134: 1-11.
- Messier, C., Coll, L., Poitras-Larivière, A., Bélanger, N., Brisson, J.** 2009. Resource and non-resource root competition effects of grasses on early- versus late-successional trees. *Journal of Ecology* 97: 548-554.
- Nardini, A., Battistuzzo, M., Savi, T.** 2013. Shoot desiccation and hydraulic failure in temperate woody angiosperms during an extreme summer drought. *New Phytol* 200: 322-329.
- Nativ, R., Ephrath, J.E., Berliner, P.R., Saranga, Y.** 1999. Drought resistance and water use efficiency in *Acacia saligna*. *Aust. J. Bot.* 47: 577 - 586.
- Nejad, A.R., Harbinson, J., Van Meeteren, U.** 2006. Dynamics of spatial heterogeneity of stomatal closure in *Tradescantia virginiana* altered by growth at high relative air humidity. *Journal of Experimental Botany* 57: 3669-3678.
- Nejad, A.R., A., Van Meeteren, U.** 2005. Stomatal response characteristics of *Tradescantia virginiana* grown at high relative air humidity. *Physiol Plant* 125: 324–332.
- Niglas, A., Alber, M., Suur, K., Jasińska, A. K., Kupper, P., Sellin, A.** 2015. Does increased air humidity affect stomatal morphology and functioning in hybrid aspen? *Botany* 93: 1-8. Dx.doi.org/10.1139/cjb-2015-0004
- Niglas, A., Kupper, P., Tullus, A., Sellin, A.** 2014. Responses of sap flow, leaf gas exchange and growth of hybrid aspen to elevated atmospheric humidity under field conditions. *AoB PLANTS* 6: plu021. doi: 10.1093/aobpla/plu021.
- Ostonen, I., Lõhmus, K., Helmisaari, H.-S., Truu, J., Meel, S.** 2007b. Fine root morphological adaptations in Scots pine, Norway spruce and silver birch along a latitudinal gradient in boreal forests. *Tree Physiology* 27: 1627-1634.

Ostonen, I., Püttsepp, Ü., Biel, C., et al., 2007. Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosystems* 141 (3): 426-442.

Ostonen, I., Tedersoo, L., Suvi, T., Lõhmus, K. 2009. Does a fungal species drive ectomycorrhizal root traits in *Alnus* spp.? *Canadian Journal of Forest Research* 39: 1787-1796.

Parts, K., Tedersoo, L., Lõhmus, K., Kupper, P., Rosenvald, K., Sõber, A., Ostonen, I. 2013. Increased air humidity and understory composition shape short root traits and the colonizing ectomycorrhizal fungal community in silver birch stands. *For Ecol. Manage.* 310: 720 – 728.

Pataki, D.E., Oren, R., Katul, G., Sigmon, J. 1998. Canopy conductance of *Pinus taeda*, *Liquidambar styraciflua* and *Quercus phellos* under varying atmospheric and soil water conditions. *Tree Physiol* 18: 307–315.

Pataki, D.E., Oren, R., Smith, W.K. 2000. Sap flux of co-occurring species in a western subalpine forest during seasonal soil drought. *Ecology* 81: 2557-2566.

Picon-Cochard, C., Coll, L., Balandier, P. 2006. The role of below-ground competition during early stages of secondary succession: the case of 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in an abandoned grassland. *Oecologia* 148: 373-383.

Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P., Mommer, L. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytol.* 193: 30-50.

Popišilova, J. 1996. Effect of air humidity on the development of functional stomatal apparatus. *Biologia Plantarum* 38: 197-204.

Read, J., Farquhar, G.D. 1991. A Comparative studies in *Nothofagus* (*Fagaceae*). I. Leaf carbon isotope discrimination. *Functional Ecology* 5: 684-95.

Rosenvald, K., Kuznetsova, T., Ostonen, I., Truu, M., Truu, J., Uri, V., Lõhmus, K. 2011a. Rhizosphere effect and fine-root morphological adaptations in a chronosequence of silver birch stands on reclaimed oil shale post-mining areas. *Ecological Engineering* 37: 1027-1034.

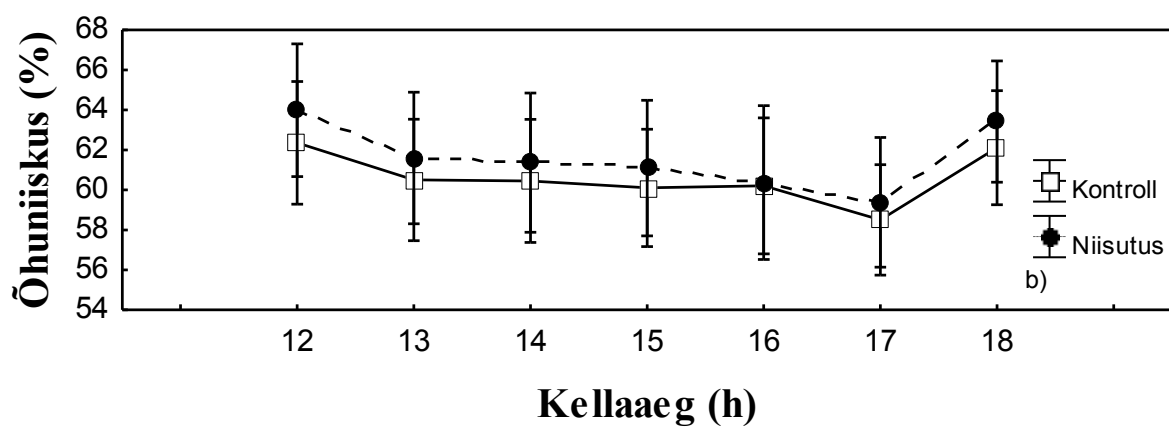
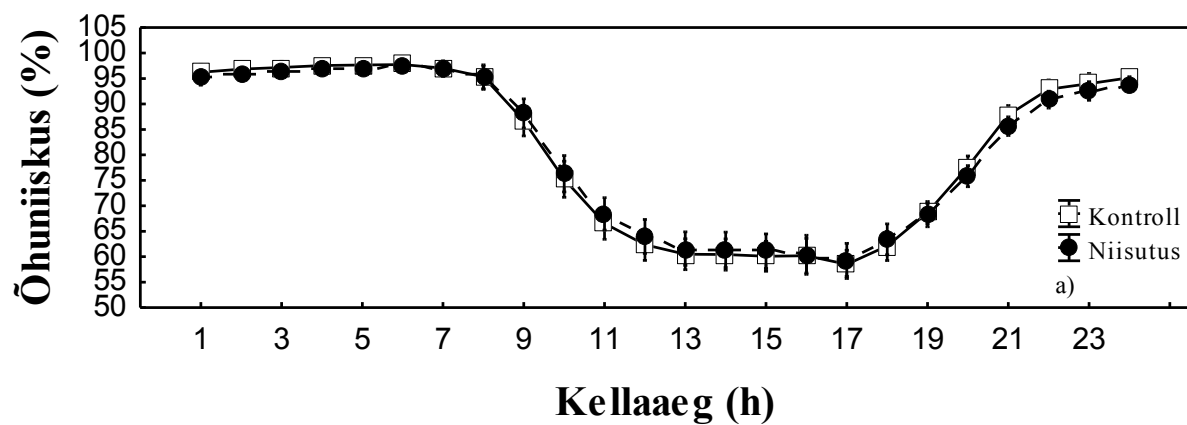
- Rosenvald, K., Ostonen, I., Truu, M., Truu, J., Uri, V., Vares, A., Lõhmus, K.** 2011b. Fine root rhizosphere and morphological adaptations to site conditions in interaction with tree mineral nutrition in young silver birch (*Betula pendula* Roth.) stands. *European Journal of Forest Research* 130: 1055-1066.
- Rosenvald, K., Tullus, A., Ostonen, I., Uri, V., Kupper, P. et al.** 2014. The effect of elevated air humidity on young silver birch and hybrid aspen biomass allocation and accumulation – acclimation mechanisms and capacity. *Forest Ecol. Management* 330: 252–260. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07016>
- Rosenvald, K., Ostonen, I., Uri, V., Varik, M., Tedersoo, L., Lõhmus, K.** 2013. Tree age effect on fine root and leaf morphology in a silver birch forest chronosequence. *European Journal of Forest Research* 132: 219-230.
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Miralles-Wilhelm, F.** 2007. Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. *Tree Physiology* 27: 551-559.
- Sellin, A., Lubenets, K.** 2010. Variation of transpiration within a canopy of silver birch: effect of canopy position and daily versus nightly water loss. *Ecohydrology* 3: 467-477.
- Sellin, A., Niglas, A., Õunapuu-Pikas, E., Kupper, P.** 2014. Rapid and long-term effects of water deficit on gas exchange and hydraulic conductance of silver birch trees grown under varying atmospheric humidity. *BMC Plant Biol.* 14: 72. doi: 10.1186/1471-2229-14-72.
- Sellin, A., Tullus, A., Niglas, A., Õunapuu, E., Karusion, A., Lõhmus, K.** 2013. Humidity – driven changes in growth rate, photosynthetic capacity, hydraulic properties and other functional traits in silver birch (*Betula pendula*). *Ecol Res* 28: 523 – 535.
- Silberbush, M., Barber, S.A.** 1983. Sensitivity of simulated phosphorus uptake to parameters used by a mechanistic-mathematical model. *Plant and soil* 74: 93-100.
- Shipley, B., Meziane, D.** 2002. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Funct. Ecol.* 16: 326-331.
- Sparks, J.P., Black, R.A.** 1999. Regulation of water loss in populations of *Populus trichocarpa*: the role of stomatal control in preventing xylem cavitation. *Tree Physiol* 19: 453-459.

- Sperry, J. S. Hacke, U., G. Oren, R. Comstock, J., P.** 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment* 25:251-263.
- Steppe, K., Lemeur, R., Samson, R.** 2002. Sap flow dynamics of a beech tree during the solar eclipse of 11 August 1999. *Agricultural and Forest Meteorology* 112: 139–149.
- Su, H., Li, Y., Liu, W., Xu, H., Sun, O.J.** 2014. Changes in water use with growth in *Ulmus pumila* in semiarid sandy land of northern China. *Trees* 28: 41-52. Doi:10.1007/s00468-013-0928-3.
- Taiz, L., Zeiger, E.** 2010. The mechanical properties of cell walls: Studies with *Nitella*. *Plant Physiology*, Fifth Edition. Sinauer Associates. Sunderland, MA.
- Tedersoo, L., Naadel, T., Bahram, M., Pritsch, K., Buegger, F., Leal, M., Kõljalg, U., Põldmaa, K.** 2012. Enzymatic activities and stable isotope patterns of ectomycorrhizal fungi in relation to phylogeny and exploration types in an afrotropical rain forest. *New Phytologist* 195: 832-843.
- Torre, S., Fjeld, T., Gislerød, H.R., Moe, R.** 2003. Leaf anatomy and stomatal morphology of greenhouse roses grown at moderate or high air humidity. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 128: 598-602.
- Tullus, A., Kupper, P., Sellin, A., Parts, L., Söber, J. et al.** 2012. Climate Change at Northern Latitudes: Rising Atmospheric Humidity Decreases Transpiration, N-Uptake and Growth Rate of Hybrid Aspen. *PLoS ONE* 7: e42648. doi: 10.1371/journal.pone.0042648.
- Tullus, A., Sellin, A., Kupper, P., Lutter, R., Pärn, L., Jasińska, A.K., Alber, M., Kuk, M., Tullus, T., Tullus, H., Lõhmus, K., Söber, A.** 2014. Increasing air humidity – a climate trend predicted for northern latitudes – alters the chemical composition of stemwood in silver birch and hybrid aspen. *Silva Fennica* vol. 48 no. 4 article id 1107. 16 p.
- Xue, Q., Weiss, A., Arkebauer, T-J, Baenziger, P-S.** 2004. Influence of soil water status and atmospheric vapor pressure deficit on leaf gas exchange in field-grown winter wheat. *Environmental and Experimental Botany* 51: 167-179.

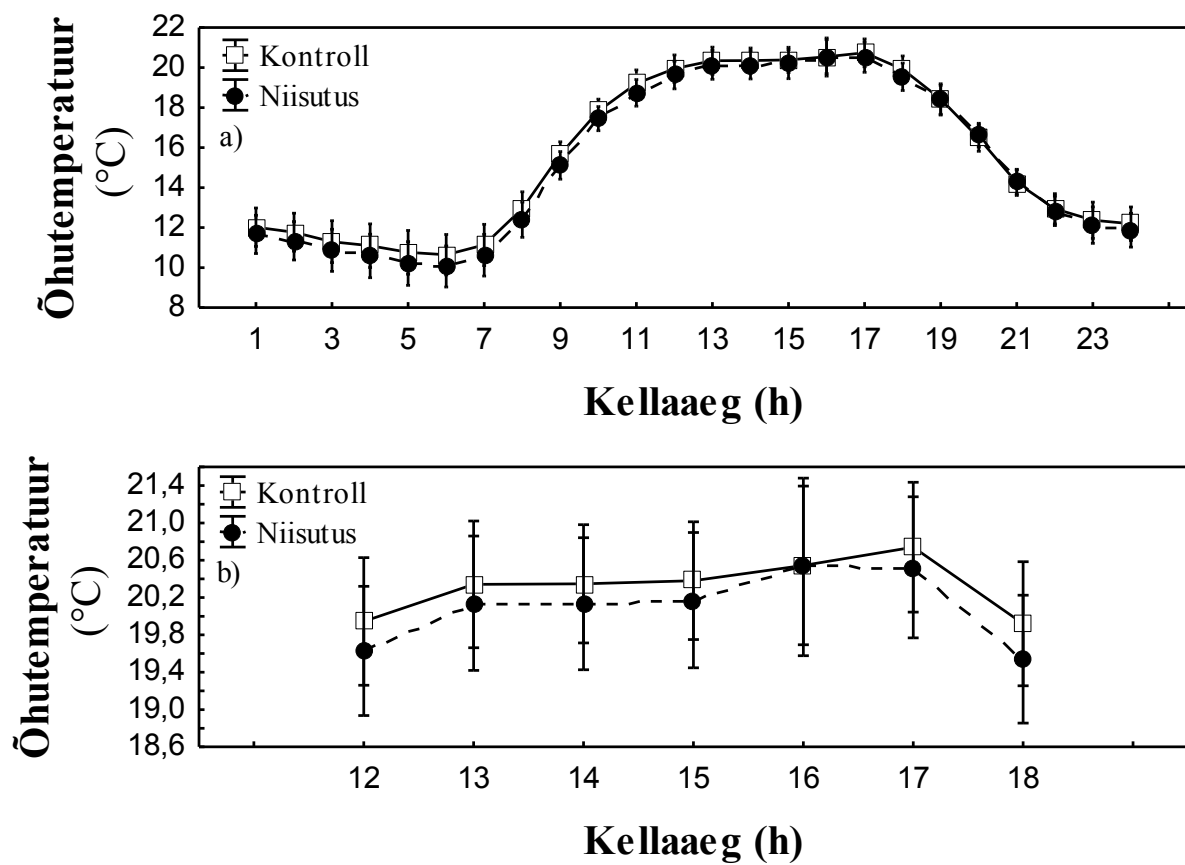
Käsikirjad:

MIILVEE, I. 2014. Bakalaureusetöö: "Imijuurte morfoloogiline reaktsiooninorm kliimamuutuse ja keskkonnareostusega kohanemisel hübriidhaava (*Populus tremula* L. × *P. tremuloides* Michx.) kloonide näitel". Tartu Ülikool.

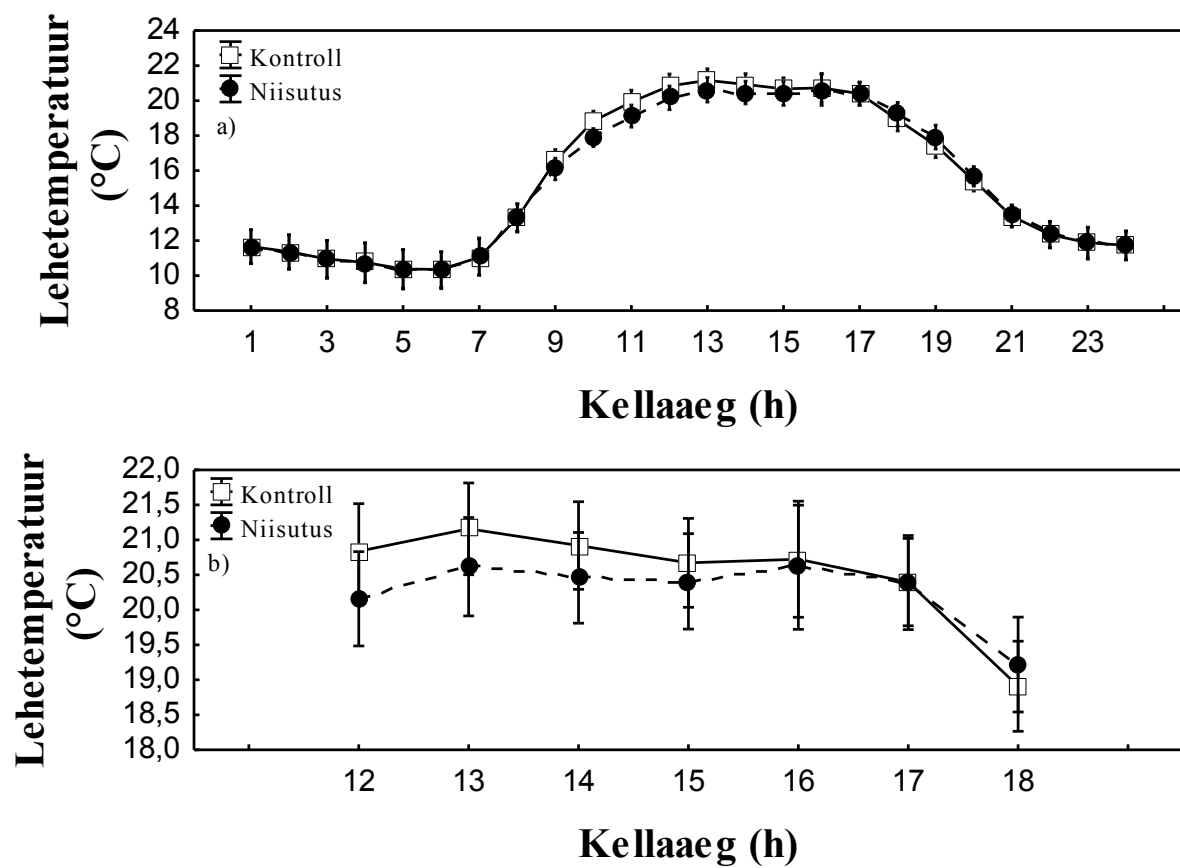
LISAD



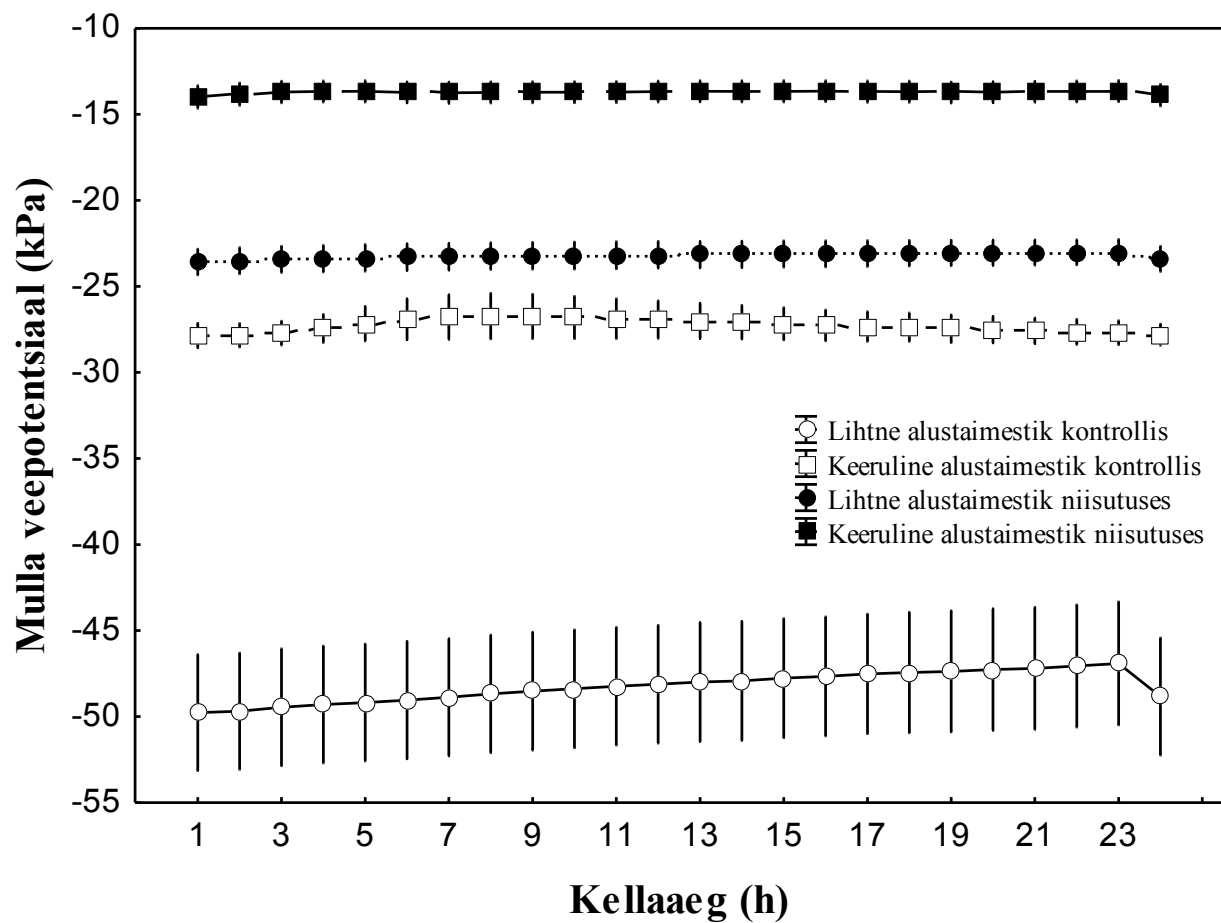
Lisa 1. Öhuniiskuse varieeruvus niisutuses ja kontrollis: (a) kogu ööpäevane käik; (b) ainult niisutamise ajal (\pm standardvea hinnang).



Lisa 2. Õhutemperatuuri varieeruvus niisutuses ja kontrollis: (a) kogu ööpäevane käik; (b) ainult niisutamise ajal (\pm standardvea hinnang).



Lisa 3. Lehetemperatuuri varieeruvus niisutuses ja kontrollis: (a) kogu ööpäevane käik; (b) ainult niisutamise ajal (\pm standardvea hinnang).



Lisa 4. Mulla veepotentsiaali ööpäevane käik niisutuses ja kontrollis, eristatuna alustaimestiku (lihtne/keeruline) põhjal.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Laura Seedre

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose:

„Keskkonnafaktorite mõju võsutekkelise hübriidhaava veevahetusele ja toitainete omastamisele FAHM katsealal”

mille juhendaja on Priit Kupper

- 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **27.05.2015**

